SHOUT
SHARE
IT

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXIX.
Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Mit 10 Tafeln und 48 Abbildungen im Text.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden - N.

Inhalt.

Seite

Bouyoucos, Transpiration of Wheat Seedlings as Affected by Different Densities of a Complete Nutrient Solution in Water, Sand, and Soil Cultures. With 3 figures in the text . . . . 1—20

Becker, Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . 21—143

Ivanow, Die Eiweißreservestoffe als Ausgangsprodukt des Stoffwechsels in der Pflanze . . . . 144—158

Ursprung, Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Mit 1 Abbildung im Text . . . . 159—218

Funk, Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen. Mit 5 Tafeln . . . . 219—297

Oberstein, Über den Bau der Blattspitzen der *Mesembrianthema-Barbata.* Mit 2 Tafeln . . . . 298—302

Boas, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Simarubaceen. Mit 8 Abbildungen im Text . . 303—356

Danek, Morphologische und anatomische Studien über die *Ruscus*-, *Danaë*- und *Semele*-Phyllokladien. Mit 2 Tafeln und 13 Abbildungen im Text . . . . 357—408

van Wisselingh, Über die Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium.* Mit 1 Tafel . . . . . . 409—432

25 NOV. 1912

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXIX.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 1.

1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 15. November 1912.

Inhalt.

Seite

Bouyoucos, Transpiration of Wheat Seedlings as Affected by Different Densities of a Complete Nutrient Solution in Water, Sand, and Soil Cultures. With 3 figures in the text . . . . 1—20

Becker, Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies. Mit 23 Abbildungen im Text . . . . 21—143

Ivanow, Die Eiweißreservestoffe als Ausgangsprodukt des Stoffwechsels in der Pflanze . . . . 144—158

Ursprung, Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. Mit 1 Abbildung im Text . . . . 159—218

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Transpiration of Wheat Seedlings as Affected by Different Densities of a Complete Nutrient Solution in Water, Sand, and Soil Cultures.[1]

Von

George Bouyoucos, East Lansing, Mich.

With 3 figures in the text.

Introduction.

In a series of studies undertaken to ascertain the effect of various chemical agents and of different densities of solution upon the transpiration of plants, the following principal topics were investigated:

1) Transpiration of wheat seedlings as affected by different densities of a complete nutrient solution in water, sand, and soil cultures.

2) Transpiration of corn and bean seedlings as affected by different densities of a complete nutrient solution, in water and sand cultures.

3) Transpiration of wheat seedlings as affected by different densities of non-nutrient salt solutions, in water and sand cultures.

4) Transpiration of wheat seedlings as affected by different quantities of various chemical salts, in water and sand cultures.

5) Transpiration of wheat seedlings as affected by different chemical salts, and by the ions of these salts, in water and sand cultures.

6) Transpiration of wheat seedlings as affected by different densities of an organic substance, in water cultures.

7) Transpiration of wheat seedlings as affected by different densities of solution in different sized particles of sand and soil.

In the present paper, however, only the first topic will be considered.

---

[1] Contribution from the Laboratory of Soil Technology at Cornell.

Review of Literature.

The literature bearing directly upon this part of the investigation is rather limited, considering the importance of the subject. Of the most important works reported on the subject may be mentioned the following:

Burgerstein[1] in his investigation upon the transpiration of plants, studied also the effect of different densities of solutions of $Ca(NO_3)_2$, KNO_3, K_2HPO_4, K_2CO_3, NH_4NO_3, $(MH_4)_2SO_4$, and other chemicals. He found that transpiration increased with the increase in density of all these single salts up to a certain point, above which it began to decrease.

Schroeder[2] found that the amount of water transpired, per unit of dry matter produced increased with the concentration of the nutritive material present, up to a certain density, beyond which it fell.

Sorauer[3] grew plants for eight weeks in a nutrient solution of different concentrations. He found that the relative transpiration decreased with the increase in concentration.

Heinrich[4] studied the amount of water transpired by oats in a complete nutrient solution of different strengths. He found that transpiration decreased per unit of dry matter, with the increase in concentration.

Maercker[5] grew white mustard in an artificial soil, contained in zinc pots. He added to the soil different amounts of moisture and various quantities of Kainit and Carnallite, and studied the effect of these salts upon the amount of water required to produce a given quantity of dry substance. He failed to seal the pots to prevent the direct evaporation from the surface of the soil, but the results he obtained go to indicate that the application of the potash salts produced a distinct economy in the absorption of water, and this was more marked in the lower than in the higher moisture contents.

Kiesselbach[6] grew corn for two and a half months in pure river sand watered with a complete nutrient solution. His results show that the amount of water transpired per gram of dry matter, tends to increase with the decrease in density.

General Methods of Investigation.

In the present work the effect of the different densities of solution upon the transpiration of plants, was studied in water, sand and soil cultures, at the same time and under the same conditions.

The water cultures were prepared and conducted according to the methods recommended by the Bureau of Soils[7], with a few modifications.

---

[1] Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Cl. Bd. 83. 1876. p. 191.
[2] Anw. Inst. Agr. Moscow. 2. 1896. p. 188—226.
[3] Allgem. Brauer- u. Hopfenzeitg. 23. 1882. p. 15—19.
[4] 2. Ber. Landw. Vers.-Stat. Rostock. 1894. p. 170 – 174.
[5] Arbeit. Landw. Ges. H. 20. 1896.
[6] Nebraska Agr. Expt. Sta. 23rd. Ann. Rept. 1910. p. 138.
[7] Bull. 23, Bureau of Soils, U. S. Dept. of Agr. 1904.

The method consisted of cutting out four triangular shaped pieces from the circumference of corks which fitted the mouths of glass bottles black painted, of a capacity of 120 cc. The apex of each cork piece was then truncated by the removal of enough cork to allow the fitting of seedlings between the inner angle of the slit and the cork piece. Four equally sized and vigorous wheat seedlings were then fitted into the slits of each stopper with their seeds just below the latter, and a rubber band was placed around the cork to hold the pieces in place. The pieces exerted enough pressure on the seedlings to hold them in their respective positions, but not too great to interfere with their growth. The stopper containing the plants was then pressed firmly into the neck of the bottle which was filled with solution nearly up to the seeds of the plants. The seedlings employed were first germinated in moist sand contained in pans, and allowed to reach the height of about one inch before they were removed from the sand and transferred into the solution.

In pulling out the seedlings from the quartz there was some danger of damaging their tender and delicate roots if the quartz was too dry, but if it was very wet there was no such danger.

The culture solution prepared as described above allowed practically no direct evaporation from the solution but only through the exposed surfaces of the plants. Occasionally, when the cork stoppers became moistened by the layer of concentrated solution held around the wall of the mouth of the bottle by surface tension, a rapid evaporation would take place through the corks by capillarity. The loss of water in this manner was easily prevented by dipping the stoppers, after the slits were cut around them, into melted paraffine, and the holes under the pieces were then opened by a thin wire, just large enough to fit the seedlings. The thin layer of paraffine formed around the stopper not only closed the pores of the latter but also prevented the direct communication between the stopper and the solution when they were in direct contact with each other.

The cultures were weighed at intervals of three to four days and the loss in weight was taken as a measure of transpiration. The decrease was replaced at each time with the solution, and about once every week the entire solution was changed. In this manner the entire root system was constantly kept covered with the solution, and the stagnation or any inequality in concentration in the latter was avoided by its frequent renewal.

The tests for the soil or sand cultures were conducted in the paraffined wire baskets, also recommended by the Bureau of Soils.¹)

The baskets used for this work were about three inches deep and three inches wide. Those in which soil was added were prepared by repeated dipping the rim about one inch in height in melted paraffine, with the intervening cooling in water until a firm wall was formed. Then exactly the same amount of soil was added to

---

¹) Loc. cit.

each basket, and pressed firmly at the bottom and at their sides so it would form a very close contact with the walls. The baskets were next dipped several times in melted paraffine slightly above the lower edge of the paraffined rim, until a thick coating was formed which cemented the outer surface of the mass of soil to the walls of the pots. The soil was next brought up to the desired moisture content by the addition of a certain amount of the solution and then an equal number of well selected seeds were planted in each pot, the weight of the pot being then recorded. When the seeds were germinated and the seedlings were about one inch in height, each basket was reweighed and the loss in weight was replenished by the addition of water. Then an equal number of the healthiest and most vigorous seedlings of as near as possible the same size, were selected and the remainder pulled out. The baskets were next sealed and their final weight recorded.

The sealing of the baskets was done somewhat differently from that recommended by the Bureau of Soils. The new method was devised in the course of the investigation and consisted of placing over the selected seedlings small glass tubes with a diameter sufficiently large to permit the fitting of the seedlings through them, and then melted paraffine was poured over the surface of the soil. The glass tubes, being pushed a little below the surface of the soil, prevented the hot paraffine from coming in contact with the seedlings and thus injuring them.

This method has given very satisfactory results and is probably the better of the two, for the following reasons: 1) it takes less time to seal each basket; 2) it reduces the evaporation from the surface of the soil more, because it forms a better uniform cover; it gives less amount of exposed surface of the soil through the holes; it creates a closer contact between the surface of the soil and the cover; and 3) it reduces to the minimum the possibility of injury to the plants during manipulation.

The only serious objection to this method is that if the paraffine is too warm it may heat the glass tubes, and if the seedlings are in close contact with them, they may probably be scalded. This danger can be easily avoided, however, by placing over the glass tubes very thin rubber tubing before they are placed over the plants, and also by not using too warm paraffine.

Just as in the case of the water cultures, the baskets were weighed at intervals of from three to four days and the loss in weight was attributed to transpiration. The loss was replenished in this case not by the solution as in the case of the water cultures, but by distilled water only.

The sand cultures were prepared and conducted exactly like the above, excepting that the sand was added in the baskets after they were entirely paraffined.

The seed employed throughout the work was Pringels Champion. In order to eliminate errors which are due to inherent differences in the individuality of the plants, a large number of seedlings of the same variety was used for the different kinds of cultures within the same experiment. Special care was also taken to select seedlings of nearly uniform size and of the same vigor and health, as possible.

Experimental Results.

As already stated the object of this line of investigation was to determine the effect of different densities of a complete nutrient solution on the amount of water transpired by wheat seedlings per unit of dry matter produced. For this purpose the wheat plants were grown in solution, sand and soil cultures, containing various densities of a full nutrient solution. The concentrations of this solution were seven in number, and ranged in strength from 0.0 to 4500 parts per million. The sand and soil cultures were used first to duplicate the water cultures, and secondly, to see whether the different densities of the solution would affect the transpiration in these cultures, in the same order or in the same magnitude as in the water cultures. For the determination of these two points, all the three different kinds of cultures were conducted at the same time and under the same conditions, in order that their results might be comparable. The sand and soil employed were of various sized particles. The sand consisted of three different sizes, namely, numbers, 1, 2 and $3^1/_2$. In other words, those which could pass through a mesh of 1, 2 and $3^1/_2$ millimeters respectively, in diameter. The soil consisted of a Dunkirk clay loam and of a Dunkirk sandy loam, the first being assumed to be the finer of the two. The object of employing the sand and soil of different textures, was to ascertain whether the size of particles exerted any influence upon the density of the solution in affecting the transpiration. To investigate this point, the cultures of the various sizes of sand, and of the two soils, were carried on at the same time, and under the same conditions. This part of the work, however, will be reported elsewhere.

In order to obtain definite and conclusive evidence on this part of the investigation, the three different kinds of cultures were repeated a large number of times. The solution and sand cultures were made five times each, and the soil cultures two times, Inasmuch, however, as there were two different sizes of sand in four out of the five cases, and two different kinds of soil in both instances, and since all received the same treatment, there were really nine sand and four soil cultures, respectively. The solution cultures conducted at the different times, contained in each density, from three to five bottles with four plants in each receptacle. The sand and soil cultures, also carried on at different periods, contained in each density, from three to six baskets, with five to six plants in each. The total number of plants in each concentration in the different cultures was, therefore, 96 in the five solution cultures, 204 in the nine sand cultures and 80 in the four soil cultures.

Each basket within the same density, and each group of baskets representing the various concentrations, both in the sand and soil cultures, contained at each time, exactly the same amount of sand or soil, and exactly the same percentage of moisture content. The moisture content was brought up to the desired point by the addition of the nutrient solution, and then kept at that point throughout the duration of the experiment, by the addition of distilled water.

All the experiments conducted at the different periods always received the same density of the same complete nutrient solution. The composition and preparation of the latter are shown below.

Calcium Nitrate	27.0	grams
Magnesium Sulphate	6.0	„
Potassium Phosphate (Monobasic)	15.0	„
Ferric Sulphate	0.5	„
Potassium Chloride	7.5	„
Total	56.0	grams

These salts were dissolved in 10 liters of distilled water. In order to avoid as much precipitation as possible, they were dissolved in the following manner and then mixed together.

$Ca(No_3)_2$ plus KCL dissolved in 3 liters of water.
$MgSO_4$ plus $Fe_2(SO_4)$ 3 dissolved in 3 liters of water.
K_2HPO_4 dissolved in 3 liters of water.
They were then brought together and the volume made up to 10 liters.

Even when the above precautions were taken, some precipitation did take place and the solution had to be filtered through ordinary filter paper. The density of the filtrate was then determined by evaporating 50 cc. of the solution and weighing the residue. This gave 4500 parts per million. From this stock solution, the different densities needed for the experiments were prepared. These various concentrations with their strength in P. p. m., and in electrical resistance as determined by the Wheatstone bridge, are shown herewith.

Density in P. p. m.	Density in Ohms
4500.0	66.0
2250.0	121.1
750.0	327.4
375.0	588.3
187.5	1115.5
93.5	2775.0
0.0	10000.0

Each experiment was continued for three weeks. During this period, the daily development and general appearance of the plants, were carefully noted. It was observed that, as a general rule, the seedlings grown in the higher densities always made, at the beginning, a much slower growth than those in the lowr concentrations. Indeed, it always appeared that the rate of growth increased as the density decreased. After the first four or five days, however, this order was reversed; the plants in the higher densities began to grow very rapidly and the rate or magnitude of growth became decidedly proportional to the concentration.

In connection with the above observation, it might also be mentioned, that the germination of the seeds was also retarded by the higher densities. The time required to sprout was proportional to the concentration, and the difference in time between the two extremes, was from one to two days.

At the termination of each experiment a careful examination was always made of the total growth and of the general appearance of the plants, including both the tops and the roots, in all three kinds of cultures. In the case of the tops, it was observed that they were healthy, vigorous, and their total growth always tended to increase with the increase in density. The roots also always appeared to be healthy, vigorous and turgid, and their total weight to be proportional to the actual weight of the tops. As to the latter relation, several attempts were made to confirm it quantitively by determining the dry weight of the roots and then comparing this with the dry weight of the tops. It was found, however, that this comparison was not reliable, because the roots in the different densities contained various amounts of fine sand particles which were practically impossible to wash out. In view of this difficulty, the determination of the dry weight of the roots had to be abandoned, and therefore, the relation of the roots to tops, roots to transpiration, and roots to density, all of which would have been of great interest, could not be ascertained.

The dry matter of the tops was determined by drying them in a drying oven at the temperature of boiling water for about 10 hours and then after cooling, they were weighed on a chemical balance. The total dry matter was then compared with the total transpiration, and the amount of water required to produce one gram of dry substance, calculated.

Mention has already been made that this line of the research involved five series of solution cultures, nine series of sand cultures, and four series of soil cultures. Inasmuch as all the different series within the same culture received practically the same treatment, and show almost the same order of results, it warrants us in arranging their individual results, in averages. The main conclusions will, therefore, be drawn from these averages. These data are given in the following tables. Each table is accompanied by a diagram to illustrate its salient facts in a graphical form.

It is evident from the foregoing talbes and diagrams that the different densities of the complete nutrient solution have a very significant effect upon the transpiration of the wheat seedlings, and that this effect manifests itself in all three of the different

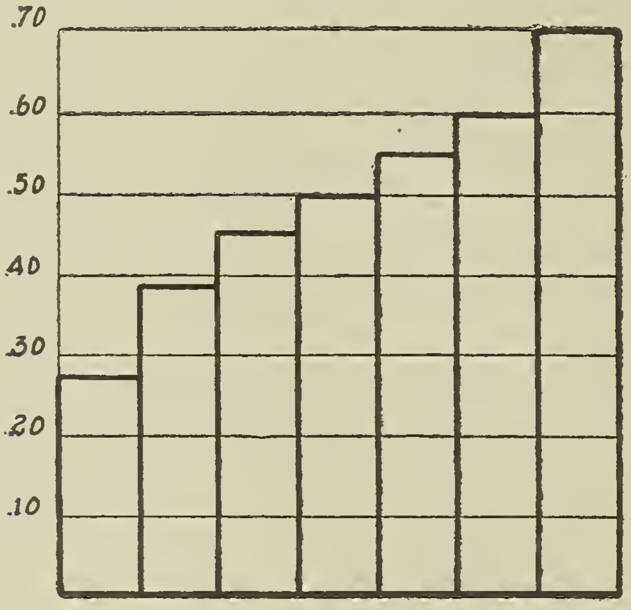
Table I.

Effect of Different Densities of a Complete Nutrient Solution upon the Transpiration Per Gram of Dry Matter of Wheat Seedlings Grown in Solution Cultures.

Average of Five Series.

Density of Solution in P. p. m.	Grams of Dry Matter Produced	Grams of Water Transpired	Grams of Transpiration Per Gram of Dry Matter
4500	.7071	298.67	360.0
2250	.6017	290.99	415.0
750	.5530	272.98	426.7
375	.4995	266.52	454.8
187.5	.4494	243.25	471.4
93.5	.3808	196.13	463.7
0.0	.2766	83.63	256.8

Grams of Dry Matter Produced.



Grams of Transpiration Per Gram of Dry Matter.

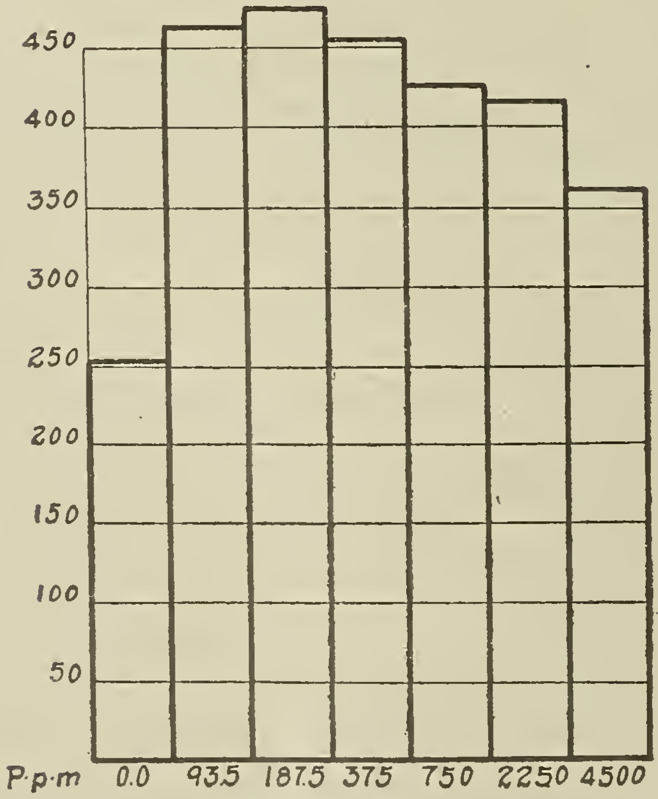


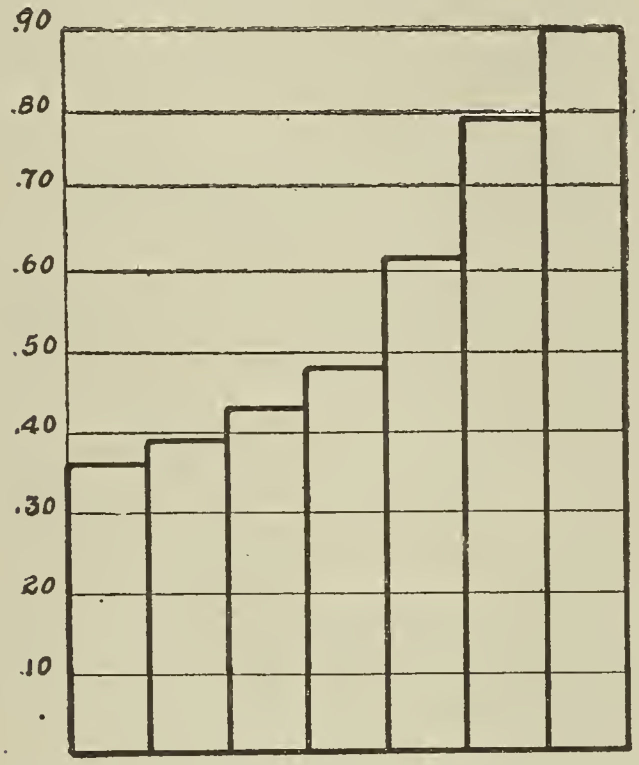
Fig. I.

Table II.

Effect of Different Densities of a Complete Nutrient Solution upon the Transpiration Per Gram of Dry Matter of Wheat Seedlings Grown in Sand Cultures.
Averages of Nine Series.

Density of Solution in P. p. m.	Grams of Dry Matter Produced	Grams of Water Transpired	Grams of Transpiration Per Gram of Dry Matter
4500	.9077	373.64	374.6
2250	.7965	370.21	425.7
750	.6179	275.71	446.7
375	.4862	232.95	463.7
187.5	.4307	193.56	460.6
93.5	.3951	173.71	442.6
0.0	.3601	151.19	429.4

Grams of Dry Matter Produced.



Grams of Transpiration Per Gram of Dry Matter.

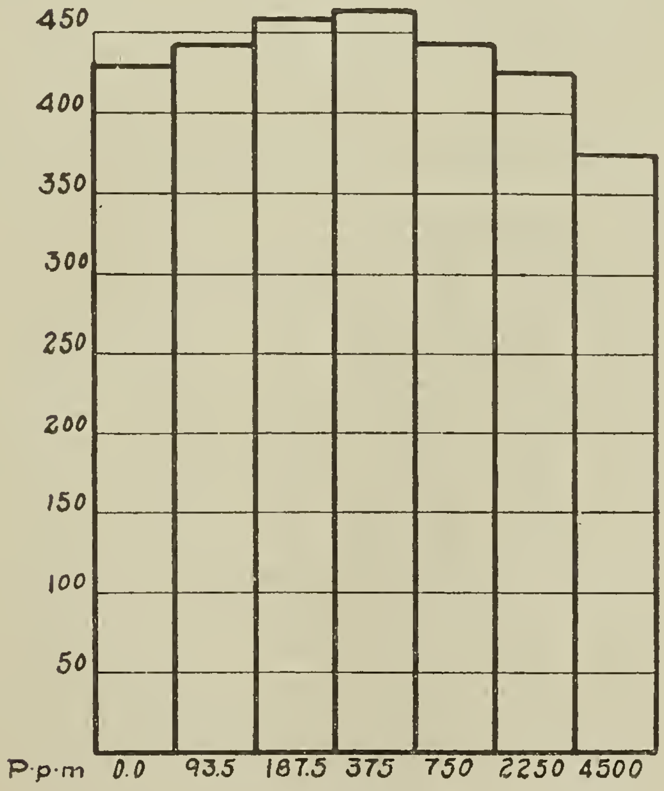


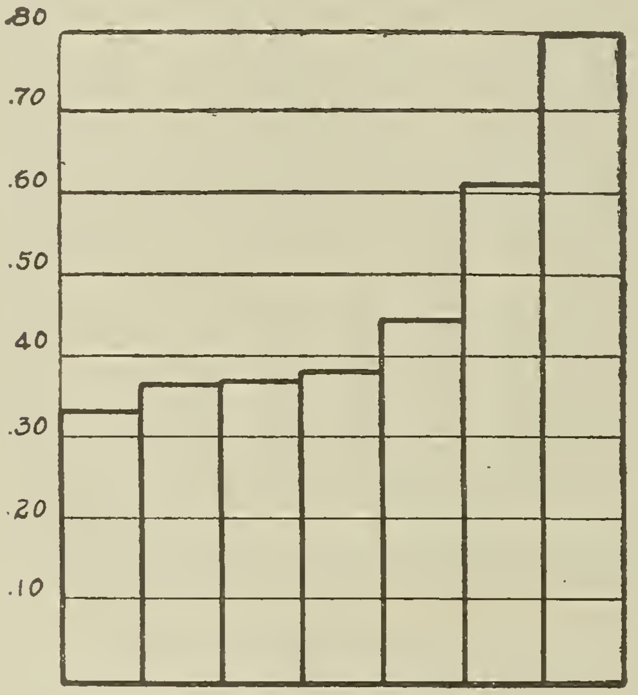
Fig. II.

Table III.

Effect of Different Densities of a Complete Nutrient Solution upon the Transpiration Per Gram of Dry Matter of Wheat Seedlings Grown in Soil Cultures. Averages of Four Series.

Density of Solution in P. p. m.	Grams of Dry Matter Produced	Grams of Water Transpired	Grams of Transpiration per Gram of Dry Matter
4500	.8077	407.9	501.1
2250	.6127	359.3	584.2
750	.4444	251.5	570.4
375	.3838	232.9	584.0
187.5	.3718	235.7	618.0
93.5	.3709	239.1	645.4
0.0	.3392	204.1	588.9

Grams of Dry Matter Produced.



Grams of Transpiration Per Gram of Dry Matter.

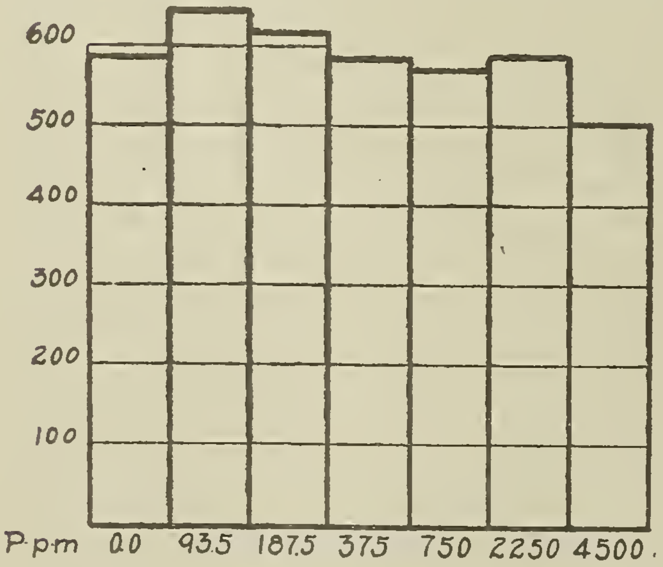


Fig. III.

cultures. It will be seen that the transpiration per gram of dry matter increases in every one of the three cultures with the decrease in density, until a certain dilution is reached and then decreases with a further decrease in concentration. To state the same thing in the converse form, the relative transpiration rises with the concentration up to a certain point beyond which it declines with a further increase in density. The concentration at which the change occurs is different for the various cultures, but it lies between 93.5 to 375 parts per million. For the solution culture, it is at 187.5 P. p. m.; for the sand culture, it is 375 P. p. m.; and for the soil culture, it is at 93.5 P. p. m. The regularity with which the relative transpiration increases with the diminution in density and then declines with the further reduction in concentration, is very remarkable for the sand and solution cultures, but in the soil culture, there is one exception. It will be observed that in both the water and sand cultures, there is not the slightest break in the curve from the highest density to that where the change takes place, nor from there to the lowest concentration. In the soil culture, however, there is one irregularity in the curve before the density where the change commences, is reached. Undoubtedly this discrepancy would probably not be noticed had there been as many trials of this culture as there were of the other two.

As far, therefore, as these results may be considered conclusive, they go to show two facts; first, that the relative transpiration increases with the decrease in density, down to a certain point; and secondly, after this point, it declines with the further diminution in concentration. Evidently, the highest and lowest densities diminish it the most, and the intermediate ones the least.

These results are significant not only on account of the relation they indicate between the density and the transpiration, but also because they throw some doubt upon the statement made by certain investigators[1]) that the total transpiration is as good a criterion for measuring plant growth as the weight of the plants. Indeed, the foregoing data tend to disprove this view most decidedly. They show that the media or density of solution in which the plants are grown, have a most significant effect upon the relative transpiration, and that the latter varies in some cases, between the different densities within the same culture, from 360.0 to 471.4 grams, or a difference of 11.4 grams, in view of these facts, therefore, it can hardly be considered, from these results at least, that the total transpiration is an accurate and true criterion of measuring plant growth, even though the total transpiration may be to a certain extent a function of plant growth.

The next question to decide is, what forces cause these phenomena. It must be stated in advance that no definite and proved explanation can be offered; the following suggestions, however, may be worth considering.

---

[1]) Bot. Gaz. 40. 1905. p. 178—195.

The increase in the relative transpiration with the decrease in density down to the point where the change takes place, may be attributed to three factors; namely, 1) to the different modification of the structure of the plants, brought about by the different densities; 2) to the different osmotic pressure of the various concentrations; and 3) to the different densities of the cell sap of the plants grown in the various densities of solution.

As to the first factor, it was realized at the beginning of the investigation that if too high densities were used, they would not only prove harmful to the plants, but they would also modify their structure or anatomy, i. e., cause them to assume the xerophytic form, which would tend to reduce transpiration, and thus destroy the central object of the reserach. The concentrations employed, therefore, were of a strength below that which would bring about the above conditions. Furthermore, from a large number of examinations, there were never observed any noticeable differences in the external structure of the plants grown in the different solutions. Under these conditions, therefore, it seems that the increase of the relative transpiration with the diminution in density, is not due to any difference in the outer anatomy of the plants grown in the various concentrations.

In the second factor it is conceived that in the highest concentrated solution there is a high osmotic pressure but not so high as to cause plasmolysis. This high osmotic pressure has a limiting influence in the amount of water the plants can absorb. As this high osmotic pressure decreases, however, by the decrease in the density of the solution, the amount of water the plants can take up, increases. The ultimate result of this would be what the results already indicate.

In the third factor, it is assumed that the density of the cell sap of the plants increases with the concentration of the solution in which they are grown. That is to say, the density of the cell sap of the plants grown in the highest concentrated solution is greater than that of the plants grown in the less dense solution, and that it decreases in direct ratio with the diminution in density of the solution. In this condition, the high concentration of the cell sap in the high density of solution, would possess very high osmotic pressure, viscosity, and low vapor tension, all of which tend to produce the same effect namely, to retain water. As the density of the cell sap decreases, however, the degree of magnitude of transpiration which these physical properties can diminish decreases proportionally, and consequently, the evaporation of the water from the surface of the plants increases, and therefore, results in what has already been mentioned.

It must have already been seen that both factors may and can act together at the same time, for both tend to produce the same effect. This is easy to see. As the density of the solution decreases, its osmotic pressure diminishes almost proportionally, and therefore, everything else being equal, the ease or facility with which the plants can absorb water increases in the same ratio. Also as the density of the cell sap decreases, the degree or power of its physical properties to diminish evaporation decreases, and therefore, the rapidity with which the water tends to go off rises proportionally. Thus, in either case, the amount of water lost increases directly with the reduction in concentration, and since the density of the cell sap diminishes with the increase in dilution of the outside solution, the increased transpiration per unit of growth as already noted, is probably the result of the reduced intensity of the physical properties of both factors.

The assumption made under the third factor, was tested experimentally, and from all evidence it appears to be correct. This point was investigated by extracting the cell sap of the plants grown in the different concentrations of solution and determining its density. The extraction of the plant juice was performed by placing the green plants in a mortar, crushing them with a pestle till the sap was pressed out, and washing out the latter with distilled water. The pestling and washing were continued till the plant juice had been taken out, and only the white fiber was left behind. The later was then put in a piece of cheesecloth and rinsed several times in order to wash out every trace of the cell sap, and then pressed very firmly inside of the cloth to strain out all the solution. The extract was then filtered through ordinary filter paper, its volume brought up to a definite point, and its density determined. For the latter, two methods were used; 1) the freezing point; and 2) the electrical resistance, as determined by the Wheatstone bridge. A good deal of preliminary work was done with both methods, and it was found that both gave exactly the same results, namely, that the density of the cell sap decreased with the diminution in concentration of the outside solution. Since the resistance method was the quicker and the simpler of the two, the majority of the final determinations were done by this method. While the resistance may not be as accurate or give as definite quantitative results as the freezing point, it shows, however, the comparative relation sought for.

The plants used in this work were wheat. Beans were also used, but only in one case. Both kinds of plants were grown in solution cultures from about three to six weeks, and one kind also in sand cultures.

In order that the density of the cell sap may be comparable among the different densities of solution, exactly the same weight of green plants grown in the various concentrations, was taken.

Experiment I. This experiment consisted of growing wheat seedlings for 16 days in two different densities of solution, namely, 4500 and 93.5 P. p. m. At the end of the above period they were harvested and exactly 3.9610 grams of green weight was taken, the cell sap was extracted by the method already described, diluted to 200 cc. with distilled water, and the density determined by both methods. The data obtained are given in the following tables.

Table IV.

Density of Cell Sap as Determined by the Freezing Point Method.

P. p. m. of Solution in which Plants Grew	Freezing point of the Cell Sap.
0.0	4.200° C
93.5	4.190° C
4500.0	4.175° C

Table V.

Density of Cell Sap as Determined by the Electrical Resistance Method.

P. p. m. of Solution in which Plants Grew	Resistance of Cell Sap in Ohms
93.5	592.5
4500.0	411.9

It is evident from both tables that the density of the cell sap diminished with the decrease in density of the solution. It will be seen that in the first table the cell sap of the plants grown in the highest density of solution lowered the freezing point .015° C more than that in the lower concentration, and .025° C more than that in the check. In the second table, the electrical resistance was 180.6 ohms less in the plant juice derived from the plants grown in the highest concentrated solution than in the other.

Experiment II. This experiment was the same as the preceding one except that in this case only the electrical resistance method was used to measure the density of the cell sap. The results obtained are given in the following table.

Table VI.

Density of Cell Sap as Determined by the Electrical Resistance Method.

P. p. m. of Solution in Which Plants Grew	Resistance of Cell Sap in Ohms
93.5	422.0
4500.0	210.9

It will be observed that as in the foregoing experiment the density of the cell sap was decreased with the reduction in concentration of the solution.

These experiments were repeated also in sand cultures, and the data obtained were identical as the above.

Experiment III. In this experiment beans were used instead of wheat, the object being to see whether the above relation would hold true with other species. These plants were allowed to grow for 45 days in complete nutrient solutions of 4500 and 750 P. p. m. Exactly 5.6900 grams of green weight were taken, the cell sap extracted as usual, diluted to 500 cc., and the density determined by the electrical resistance method. The table below contains the results secured in this case.

Table VII.

Density of Cell Sap of Bean Seedlings as Determined by the Electrical Resistance Method.

P. p. m. of Solution in Which Plants Grew	Resistance of Cell Sap in Ohms
750	1479.6
4500	1158.1

These figures show most strikingly that the foregoing relation holds true also with beans. It will be noticed that the 4500 P. p. m. solution gave cell sap with 321.5 ohms more concentration than the 750 P. p. m. solution.

Experiment IV. This experiment consisted of growing wheat seedlings for 15 days in solutions of $\frac{N}{50}$ and $\frac{N}{250}$ of $CaCl_2$ to each one of which was added exactly the same amount of a complete nutrient solution in order that the plants may make a normal growth. The object of this series was to see whether the density of the cell sap of the plants grown in different densities of the non-nutrient solution, would run in the same order as that of the different concentrations of the complete nutrient solution already noted. The cell sap was extracted in this case, from 1.6330 grams of green weight, diluted to 200 cc., and the density determined by the electrical resistance method. Following are the results obtained.

Table VIII.

Density of Cell. Sap of Wheat Seedlings as Determined by the Electrical Resistance Method.

P. p. m. of Solution in Which Plants Grew	Resistance of Cell Sap in Ohms
$CaCl_2$ $\frac{N}{250}$	1007.2
$CaCl_2$ $\frac{N}{50}$	952.8

It is evident that even with the non-nutrient salt solutions, the concentrations of the cell sap decreased with the decline in density of the solution. It will be apparent that in the case of the $\frac{N}{50}$ solution, the resistance of the cell sap is 54.4 ohms less than that of the $\frac{N}{250}$ solution.

It seems then from all the preceding experiments, that the assumption originally made, namely, that the density of the cell sap may be proportional to the concentration of the solution in which the plants are growing, is correct, or at least the foregoing data have confirmed it in every case without a single exception.

If it is true that there is a close relation between the density of the cell sap and that of the outside solution, this would at once suggest the method already described of determining the concentration of the soil solution. Whether it would be a practical way, however, is another question.

This, in short, is the manner in which the osmotic pressure of the solution and the density of the cell sap may cause the relative transpiration to increase with the decrease in density of the solution down to a certain point. The decrease of the correlative transpiration from this point down, i. e., with the further decrease in density of solution, may be attributed to another factor, namely, to the decreased power of certain densities of solution to stimulate transpiration. It is assumed here that the lowest density of the nutrient solution has a slight stimulative action upon transpiration, and that it increases with the increase in concentration up to a certain point, beyond which it ceases, or is overcome by the osmotic pressure; or decreases from this point with the diminution in density, just as has already been noted. In other words, the decreased transpiration per unit of growth from the intermediate to the most dilute solution, is ascribed to the reduced stimulative action of the decreased density of solution. To state the same thing in the converse form, the rise in the relative transpiration from the most dilute to the intermediate densities, is due to the greater stimulative action of the increased concentration. The stimulative action cannot continue much further upward than where the change in the curve occurs, because it either reaches its maximum, or it is overcome by other factors, namely, the osmotic pressure of the solution, and the different physical properties of the cell sap.

In what manner the transpiration is stimulated or accelerated by the dilute solutions is not known, it may be chemical, physiological or both.

The whole problem may now be stated in either of the following ways: 1) the transpiration per unit of growth increases with the increase in density of solution, due to the stimulative action of the latter, until a certain concentration is reached and then begins to decrease with a further rise in density, due to the increased osmotic pressure of the latter and to the increased density of the cell sap; or 2) the relative transpiration increases with the decrease in concentration down to a certain point, due to the reduced osmotic pressure of the dimished densities of solution and to the decreased power of the cell sap to reduce evaporation, and then it begins to decrease with a further decline in density, due to the reduced stimulative action of the latter upon it.

Going back to the original tables (I—III) of solution, sand, and soil cultures, it is very significant to note that while the relative transpiration increases down to a certain point and then decreases, the total dry matter produced increases in all three cultures with the rise in density. In other words, the actual plant growth is proportional to the concentration of the solution. This ratio is certainly remarkable for its regularity, being perfectly constant without any interruption in the curve from the lowest to the highest density in all three cultures.

Mention has been made that the sand and soil cultures were employed, first, to duplicate the solution cultures; and secondly, to see whether the different densities of solution would affect the transpiration of the wheat seedlings in these media in the same order or in the same magnitude as in the water cultures. The table below gives these data.

Table IX.

Difference in the Transpiration Per Gram of Dry Matter Among Solution, Sand and Soil Cultures.

Density of Solution in P. p. m.	Greater Transpiration per Gram of Dry Matter in Sand Cultures over Water Cultures	Greater Transpiration per Gram of Dry Matter in Soil Cultures over Water Cultures
4500	14.6	141.1
2250	10.7	169.2
750	20.0	143.7
376	8.9	129.2
187.5	—10.8	146.6
93.5	—21.1	181.7
0.0	172.6	332.1
Average	27.8	177.7

This table shows the difference in the transpiration per gram of dry matter between solution and sand cultures and between solution and soil cultures, solution cultures being taken as a standard in both cases. It will be seen that there is a significant difference among these comparisons. Both the sand and soil cultures transpired more per gram of dry matter than the solution culture, and the soil culture transpired the most. The sand and the soil cultures gave off 27.8 and 177.7 grams of water per gram of dry matter respectively, more than the solution culture. Evidently, the different densities in the culture solution diminished the magnitude of the transpiration per unit of growth, more than in the sand and soil cultures.

One other interesting feature that may be worked out from tables I, II and III, is the difference in the dry matter produced between solution and sand cultures, solution and soil cultures, and sand and soil cultures. The table below gives these data.

Table X.

Difference in the Dry Matter Produced Among Solution, Sand And Soil Cultures

Density of Solution in P. p. m.	Greater Growth in Solution Cultures Over Sand Cultures	Greater Growth in Solution Cultures Over Soil Cultures	Greater Growth in Sand Cultures Over Soil Cultures
	Grams	Grams	Grams
4500	—.00331	—.00355	—.00024
2250	—.00390	.00071	.00461
750	.00146	.00658	.00512
375	.00451	.00683	.00232
187.5	.00435	.00482	.00047
93.5	.00235	.00129	—.00106
0.0	—.00152	—.00255	—.00103
Average	.00056	.00206	.00145

These figures show the difference in weight per single plant among the three different cultures. It is very evident that the average dry matter of the solution culture is greater than that of the sand or soil, receiving the same densities of solution, and that of the sand cultures, is larger than that of the soil cultures.

Summary.

In the foregoing investigation an attempt was made to study the effect of different densities of solutions upon the relative transpiration of wheat seedlings. The results obtained may be summarized as follows.

The transpiration per gram of dry matter of wheat seedlings grown in solution, sand and soil cultures containing 4500, 2250, 750, 375, 187.5, 93.5 and 0.0 P. p. m. respectively of a complete nutrient solution, increased in every case with the decrease in density down to a certain point and then decreased with the further diminution in concentration, while the actual dry matter produced increased with the rise in density.

This general run of the relative transpiration was explained thus: The increase from the highest concentration to that where the change occurs, was thought might be due to the decreased osmotic pressure of the solution and to the decreased density of the cell sap; while the decrease from where the change occurs to the lowest density, was believed might be due tho the decreased stimulative action of the dilute solutions.

The relation of the density of the solution to that of the plant cell sap was tested experimentally and it was found that the density of the latter increased with the concentration of the former.

The relative transpiration was greater in the sand and soil cultures than in the solution cultures receiving the same densities of solution, and greater in the soil than in the sand cultures; while the actual dry matter produced was larger in the solution than in the sand or soil cultures and larger in the sand than in the soil cultures.

Michigan Agricultural College,
East Lansing, Mich., U. S. A.

Literature cited.

Abbe, C., Relations between climate and crops. 1905. p. 69.

Breazeale, J. F., Nutrient solutions and wheat cultures. (Science. 22. 1905. p. 146—149.

Burgerstein, A., Untersuchungen über die Beziehungen der Nährstoffe zur Transpiration der Pflanzen. (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien. Math.-Nat. Cl. 93. 1876. p. 191.)

—, Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904. p. 141—148.

Gardner. F. D., Fertility of soils affected by manures. (Bull. 48. Bureau of Soils. U. S. Dept. of Agr. 1908.)

Harter, L. L., The influence of a mixture of soluble salts, principally Sodium Chloride, upon the leaf structure and transpiration of wheat, oats and barley. (Bull. 134. Bur. of Plant Industry. U. S. Dept. of Agr. 1908.)

Hartwell, B. L., Wheeler, H. J. and Pember, F. R., The effect of the addition of Sodium to deficient amounts of Potassium upon the growth of plants in both water and sand cultures. (Ann. Rept. R. I. Agr. Exp. St. 20. 1908. p. 299 - 380.)

Heinrich, 2. Ber. landw. Vers.-Stat. Rostock 1894. p. 170—174.

King, F. H., Irrigation and drainage. 1899. p. 1—101.

— Physics of Agriculture. Madison. Wis. 1907. p. 137.

Kiesselbach, T. A., Transpiration experiments with the corn plant. (Nebraska St. 23rd. Ann. Rep. 1910. p. 125—137.)

Krauss, F. G., Rice investigations. Ann. Rept. Hawaii Agr., Expt. Sta. 1907. p. 79.)

Lawes, J. B., An Experimental investigation into the amounts of water given off by plants during their growth. (Rothamsted Memoirs. 1. 1886. p. 1—28.)

Livingston, B. E., Studies on the properties of an unproductive soil. (Bull. 28. Bureau of Soils. U. S. Dept. of Agr. 1905.)

—, Further studies on the unproductive soils. (Bull. 36. Bureau of Soils. U. S. Dept. of Agr. 1907.)

—, Relation of transpiration to growth in wheat. (Bot. Gaz. 40. 1905. p. 178—195.)

Maercker, M., Versuche über die Beeinflussung des Wasserverbrauchs der Pflanzen durch die Kalirohsalze. (Jahrb. agrik.-chem. Versuchsst. Halle. 15. 1895; also, Arbeit. Landw.-Ges. Heft 20. 1896.)

Pagnoul, A., Essais relatifs à la transpiration des plantes. (Stat. Agron. du pas de Calais. Bull. de l'an. 1898. p. 15.

Preul, F., Untersuchungen über den Einfluß verschieden hohen Wassergehalts des Bodens in den einzelnen Vegetationsstadien bei verschiedenem Bodenreichtum auf die Entwickelung der Sommerweizenpflanzen. (Journ. f. Landw. 56. 1908. p. 229 - 271.)

Reed, H. S., The effect of certain chemical agents upon the transpiration and growth of wheat seedlings. (Bot. Gaz. 49. 1910. p. 81—110.)

—, The value of certain nutritive elements to the plant cell. (Annals of Bot. 21. 1907. p. 501.)

Sachs, J., Über den Einfluß der chemischen und physikalischen Beschaffenheit des Bodens auf die Transpiration der Pflanzen. (Landw. Versuchsst. 1. 1859. p. 203.)

Sampson, A. W., and Allen, Louise, M., Influence of physical factors on transpiration. (Minn. Bot. Studies. 4. 1909. p. 33—59.)

Senebier, Physiologie végétale. LV. 1800.

Schreiner, O., and Reed, H. S., Some factors influencing soil fertility. (Bull. 40. Bureau of Soils. U. S. Dept. of Agr. 1907.)

Schroeder, Ann. Inst. Agr. Moscow. 2. 1896. p. 188—226.

Sorauer, P., Studien über das Wasserbedürfnis unserer Getreidearten. (Allgem. Brauer- u. Hopfenzeitg. 22. 1882. p. 15—19.)

v. Seelhorst, C., Über den Wasserverbrauch der Haferpflanze bei verschiedener Düngung des Bodens. (Journ. f. Landw. 47. 1899. p. 369—378.)

—, Wasserverdunstung und Wasserabfluß eines gebrachten Lehm- und Sandbodens. (Journ. f. Landw. 54. 1906. p. 313—342.)

—, Wasserverbrauch von Roggen auf Sandboden. (Journ. f. Landw. 58. 1910. p. 89—92.)

Vesque, Ann. d. Sci. Nat. Ser. 6. T. IX. 1880.

Warrington, R., Physical properties of soil. 1900. p. 53.

Widtsoe, J. A., Factors influencing evaporation and transpiration. (Bull. 105. Utah Agr. Col. Expt. Sta. 1909.)

Über die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies.

Von

Hans Becker.

Mit 64 Tabellen, 5 Kurventafeln und 18 Textfiguren.

A. Einleitung und allgemeiner Teil.

Schon seit langer Zeit ist es aufgefallen, daß bei mehreren Pflanzenarten verschiedenartige Früchte vorkommen. Finden sich solche vielgestaltigen Früchte nur an den oberirdisch blühenden Teilen einer Pflanze, wie das in der Regel der Fall ist, so heißt dieselbe „heterokarp“. Derartige Spezies finden sich besonders in der Familie der Kompositen, doch weisen auch z. B. die Kruciferen, Chenopodiaceen und einzelne andere Familien einige Arten mit verschieden aussehenden Früchten auf. Man kann zwei- (dimorphe), drei- (trimorphe), ja sogar auch noch mehrgestaltige (polymorphe) Früchte unterscheiden. Außer diesen heterokarpen Pflanzen gibt es noch einige, die außer oberirdischen auch unterirdische Früchte hervorbringen, die den oberirdischen mehr oder weniger unähnlich sehen, und es liefern uns außer den Leguminosen wieder die Kompositen und Kruciferen mehrere Vertreter für diese sogenannte „Amphikarpie“. Eine größere Anzahl amphik. und heterokarper Pflanzen hat Huth (1890) zusammen mit geokarpen, d. h. nur unterirdische Früchte liefernden Pflanzen in einer „Sammlung naturwissenschaftlicher Vorträge“ zum Teil kürzer, zum Teil weitläufiger beschrieben. Ferner befaßte sich auch schon Ludwig (1884) mit der Frage der Amphikarpie, und es fiel mir am Schluß meiner Arbeit noch eine Abhandlung von A. F. Pavolini (1910, S. 3) in die Hände, in der er mitteilt, daß Paglia im Jahre 1910 eine mir unzugängliche Zusammenstellung der meisten Pflanzen, die das Phänomen der Heterokarpie zeigen, veröffentlicht habe, und die er in seinem Sammelreferat um einige Arten ergänzt.

Während man sich schon vielfach über die ökologische Bedeutung der verschiedenartigen Früchte und Samen bei derselben Spezies Gedanken gemacht hat, liegen ausführlichere Arbeiten über das Keimen derselben kaum vor. C. Correns (I, S. 173, 1906) veröffentlichte im Jahre 1906 einige schon im Jahre 1892 angestellte Beobachtungen über das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphotheca pluvialis,* deren Ergebnis war, daß

1. die „Scheibenfrüchte“ besser (in höherer Prozentzahl) keimen als die „Randfrüchte“, und
2. daß die Scheibenfrüchte rascher keimen als die Randfrüchte.

Die Ursache dafür, daß die Scheibenfrüchte in höherer Prozentzahl keimten, ihre Keimkraft also größer war als die der Randfrüchte, suchte Correns in einer verschiedenen Konstitution der Embryonen der beiderlei Früchte (diese verschiedene Konstitution müsse in letzter Linie auf irgendwie ungleicher Ernährung beruhen), den Grund für das schnellere Keimen der Scheibenfrüchte gegenüber den Randfrüchten, d. h. den Grund für die Verschiedenheit der Keimungsenergie fand er dagegen hauptsächlich in der ungleichen Beschaffenheit der Fruchtschale, vielleicht in dem dadurch bedingten ungleich leichten Zutritt des Wassers zum Embryo, denn nach dem Schälen war der Unterschied in der Schnelligkeit des Keimens zwischen den Scheiben- und Randfrüchten viel kleiner als bei der Keimung völlig intakter Früchte.

Noch in demselben Jahre berichtete A. Ernst (1906, S. 450) über Keimungsversuche, die er mit einer anderen heterokarpen Komposite, mit *Synedrella nodiflora* (L) Grtn., in Buitenzorg auf Java angestellt hatte. Er konnte zunächst einen ähnlichen Unterschied zwischen Rand- und Scheibenfrüchten in Keimungsenergie und Keimkraft feststellen und nahm an, daß „nicht bloß der Unterschied in den Keimprozenten, sondern auch die Differenz in der Keimdauer in der Konstitution der Embryonen beruhen müsse“. Er stützte sich dabei darauf, daß die Keimung der beiderlei Früchtchen in verschiedenem Maße vom Lichte beeinflußt würde, indem Dunkelheit das Keimen allgemein verzögere, daß Lichtabschluß die Scheibenfrüchte indessen viel weniger beeinflusse als die Randfrüchte.

Ferner konnte er feststellen, daß die schwach brechbaren Strahlen des Lichtes die Keimung fördernd beeinflussen, während die stark brechbaren, so die blauen Strahlen, die Keimung verzögern oder sogar hemmen können.

Da Correns keine Versuche mit verschiedenfarbigem und verschieden intensivem Licht, Ernst keine mit geschälten Früchten angestellt hat, darf man nicht, wie Ernst es getan hat, die Ergebnisse der beiden Untersuchungen in einen Gegensatz bringen.

Ich konnte übrigens gerade auch bei *Synedrella* nachweisen, daß durch Befreiung der Samen von der Fruchtschale die sonst vorhandenen Unterschiede in der Keimungsenergie zum größten Teil ausgeglichen wurden, also nicht in der Konstitution der Embryonen beruhen können.

Endlich erschien im Jahre 1906 noch eine Arbeit von William Crocker (I, S. 265, 1906). Es war bekannt, daß bei der Komposite *Xanthium* von den beiden in einer gemeinsamen Hülle eingeschlossenen Früchtchen das eine viel rascher keimt als das andere. Crocker konnte zunächst diese Tatsache bestätigen, indem er bei *Xanthium canadense* fand, daß bei normaler Keimung in Luft das „obere“ Früchtchen langsamer und schlechter keimt als das „untere“. Auch von *Xanthium echinatum* waren bei einer Temperatur von 22—24° C. nach achttägiger Keimdauer 0 % obere, dagegen 99 % untere Früchte gekeimt. Crocker ließ nun obere Früchte in reinem Sauerstoff und als Kontrolle dazu in Luft keimen und fand jetzt, daß nach sechstägiger Keimdauer in Sauerstoff 100 %, in Luft aber 0 % gekeimt waren.

Nach Entfernung der Fruchtschale von den beiderlei Früchtchen von *Xanthium canadense* ergab sich bei Keimung in Luft, daß die Keimdifferenz der beiden Samen nunmehr sehr gering wurde (Keimverhältnis der „oberen“ zu den „unteren“ Samen nach 3tägiger Keimdauer = 47 : 51, nach 6tägiger Keimdauer = 84 : 89, nach 9tägiger Keimdauer = 100 : 100), und so mußte Crocker schließen, daß eine Verschiedenartigkeit der Hüllen um den Embryo die Hauptursache der verschiedenen Keimung der intakten Früchte sei.

Da nun durch Verweilen in reinem Sauerstoff dasselbe Ergebnis zu erzielen war wie durch Schälen, schloß Crocker, daß die Frucht- oder Samenschale der oberen Frucht den Sauerstoff weniger gut durchlasse als die der unteren.

Um nun zu prüfen, ob die Frucht- und Samenschale der oberen und unteren Früchte für Wasser ungleich durchlässig sei, legte Crocker die beiderlei Früchte längere Zeit in Wasser. Nach 18stündiger Einwirkung hatten die ersteren 51 %, die letzteren dagegen 62 % ihres Trockengewichts an Wasser aufgenommen. Danach nehmen also die unteren, die in Luft schneller keimen, vom Wasser in gleichen Zeitabschnitten mehr auf als die langsamer keimenden oberen Früchte, wobei dahingestellt blieb, ob der Unterschied in einer spezifischen Differenz der oberen und unteren Früchte beruhte, oder ob nach genügend langer Zeit der Unterschied zwischen beiderlei Früchten ausgeglichen worden wäre.

Bei anatomischer Untersuchung der Fruchtschalen von den Früchten des *Xanthium canadense* stellte sich dann heraus, daß dieselben aus drei Zellagen bestehen und die mittlere derselben in der Schale der „oberen“ Früchte etwas dicker als bei den „unteren“ ist. Diese dichtere mittlere Zellage hält Crocker allein entscheidend für die Sauerstoffaufnahme, und zwar sei sie das bei den „oberen“ Früchten weniger als bei den „unteren“.

Crocker hat noch mit Früchten anderer Gattungen ähnliche Versuche angestellt und entsprechende Ergebnisse erhalten.

So fand er, daß von den dimorphen Samen der Chenopodiacee *Axyris amarantoides* die runden in Luft nicht keimten, die länglichen indessen zu 96 %. Legte er die beiderlei Früchte in Wasser, so nahmen die runden in 24 Stunden 4 %, in 48 Stunden 5 %, die länglicheren in den gleichen Zeiten aber 39 % bezw. 70 %

ihres Trockengewichtes an Wasser auf. Crocker nimmt als Ursache für die verschiedenartigen Keimergebnisse dieser beiderlei Früchte an, daß die Fruchtschale der runden Früchte für Wasser sehr schwer permeabel sei, leicht dagegen die der länglichen.

Bei Prüfung der Fruchtschalen der verschiedenartigen Früchte von *Xanthium* auf ihre Durchlässigkeit für Sauerstoff fand Crocker weiterhin, daß die „unteren" Samen 1,6 bis 1,7, die „oberen" 2 bis 2,4 mal so viel Sauerstoff — während der Keimung bei 23° C. — nach Entfernung ihrer Fruchtschalen aufnehmen, als wenn die Früchte in völlig intaktem Zustande keimen. Was die Schnelligkeit der Diffusion des Sauerstoffs durch die Fruchtschale anbetrifft, so gibt er an, daß dieselbe durch relativ trockene Fruchtschalen viel rascher erfolge als durch mit Wasser gesättigte.

Bei Keimung in erhöhter Temperatur und in Sauerstoff ergab sich nach seinen Keimresultaten, daß die „oberen" wie die „unteren" Früchte bei 33° C. mehr als die doppelte Menge an Sauerstoff aufnehmen als z. B. bei Keimung in 19° C. (Aufnahme von O_2 bei 33° C. bei den oberen und den unteren = 4,1 : 4,9; bei 19° C. = 1,5 : 1,8).

Crocker konnte auch einen allgemeinen Einfluß der Temperatur auf die Keimung der oberen und unteren Früchte konstatieren. Während von den beiderlei Früchten bei einer Temperatur von 22—24° C. die oberen kein Keimprozent aufwiesen, die unteren dagegen nach einer Keimdauer von 1 Tage zu 3 %, nach 2 Tagen zu 31 %, nach 5 Tagen zu 87 % und nach 8 Tagen zu 99 % gekeimt waren, stieg die Anzahl der Keimlinge bei einer Temperatur von 32 bis 34° C. nach den gleichen Zeiten wie bei Keimung in 22—24° C. bei den oberen auf 8 % bezw. 55 % bezw. 99 % bezw. 99 %, bei den unteren auf 23 % bezw. auf 100 % schon am 2. Tage, woraus hervorgeht, daß eine Erhöhung der Keimtemperatur besonders bei den oberen Früchten eine merkliche Steigerung der Keimungsenergie und eine hohe Keimkraft hervorruft.

Schließlich begründet Crocker noch die bald schnellere, bald langsamere Keimung der oberen Früchte, die sich auf drei und vier Jahre erstrecken kann, und gibt an, daß diese Eigentümlichkeit von einer an den verschiedenen Stellen der die Früchte des *Xanthium* schützenden Hülle mehr oder weniger stark auftretenden Verwitterung derselben abhinge. Der Teil der Hülle, der das untere Früchtchen bedeckt, soll z. B. schon einige Monate nach der Aussaat der Früchte zerfallen, während der das obere Früchtchen bedeckende Teil den die Zersetzung einleitenden Faktoren gegenüber viel widerstandsfähiger sei. Aus diesem Grunde sollen auch die oberen Früchte im ersten Jahre nur in geringer Anzahl keimen, und die Mehrzahl derselben dagegen erst im zweiten Jahre oder noch später.

In der Zusammenfassung seiner Resultate sagt Crocker endlich, daß der Grund der verschiedenartigen Keimung von polymorphen Früchten im allgemeinen darin liegen müsse, daß die Fruchtschalen bald für Wasser *(Axyris)*, bald für Sauerstoff *(Xanthium)* ungleich permeabel seien.

Danach sollen mithin Samenhüllen, die Wasser gut durchlassen, Sauerstoff den Durchtritt zugleich erschweren können, eine Ansicht, die er auch in dem (in der Bot. Gazette XLII, 1907, S. 3[illegible]5—380) veröffentlichten Artikel über die „Germination of seeds of water plants“ gegenüber der von Alfr. Fischer geäußerten gegenteiligen Meinung vertritt, und die nach meiner Ansicht wohl einer eingehenden Begründung bedürfte.

Meine Arbeit wurde in den ersten Tagen des Dezembers 1911 eingereicht. Seitdem ist in der Dezember-Nummer der Botanical Gazette eine Arbeit von Charles Albert Shull, „Tee oxygen minimum and the germination of *Xanthium seeds*“ erschienen, die sich mit meinen Untersuchungen mehrfach berührt, auf die ich aber an dieser Stelle nur hinweisen kann.

Es kann nicht in meiner Absicht liegen, alles das, was wir über Beeinflussung der Keimung durch das Medium überhaupt wissen, anzuführen, es sei hierfür auf die Zusammenstellungen von Kinzel und vor allem von E. Lehmann hingewiesen. (Kinzel. 1908. p. 663ff.; Lehmann. 1909. III. p. 122—123 und 1910. II. p. 256/257.)

Die Versuche für die vorliegende Arbeit wurden im botanischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster i. W. in der Zeit von Oktober 1909 bis Mai 1911 angestellt.

Von der anatomischen Untersuchung der Frucht- und Samenschale sowie der Analysierung der chemischen Zusammensetzung der verschiedenartigen Früchte derselben Spezies, zwei Aufgaben, die ich mitzubehandeln mir vorgenommen hatte, und die vielleicht weiteren Aufschluß über die Ursache der verschiedenartigen Keimung gegeben hätten, mußte ich bei dem großen Umfange, den die rein experimentelle Arbeit schon angenommen hatte, Abstand nehmen. Sie ist von anderer Seite in Angriff genommen worden.

Bei den Keimungsversuchen selbst stellten sich mir manche Schwierigkeiten in den Weg. Vor allem fehlte es anfangs an guten keimfähigen Früchten und Samen. Ich erhielt zwar teils von Haage und Schmidt und von Benary in Erfurt, teils aus anderen botanischen Gärten mancherlei Material, doch war vieles minderwertig oder in zu geringer Menge erhältlich, so daß ich bei einigen Arten nur wenige Versuche anstellen konnte.

Sehr nachteilig war es ferner, worauf ich besonders großes Gewicht legen möchte, daß ich von den uns zugesandten Früchten oder Samen nur in wenigen Fällen das Alter erfahren konnte und auch nicht wußte, ob die erhaltenen Früchte nicht vielleicht zu verschiedenen Zeiten in demselben Jahre eingeerntet und nachher zusammengemengt worden waren oder sogar aus zusammengemengter Ernte der letzten Jahre herrührten.

Wie wichtig es nämlich ist, wegen des verschieden verlaufenden Nachreifeprozesses das Alter der Samen zu kennen, werden wir im Laufe der Arbeit selbst noch sehen. Im Frühjahr 1910 wurden deshalb für mich im bot. Garten zu Münster Aussaaten gemacht, so daß ich im Sommer und Herbst 1910 selbst frische Samen einsammeln konnte. Wenn in dieser Arbeit Material als aus dem bot. Garten zu Münster stammend bezeichnet ist, handelt es sich immer um solches selbstgezogenes Material.

Was die richtige Benennung der untersuchten einzelnen Arten anbelangt, so wurden die im bot. Garten zu Münster gezogenen Pflanzen soweit als möglich mit unseren geringen literarischen Hilfsmitteln nachbestimmt. So habe ich z. B. die verschiedenen Arten der Gattung *Calendula* mit den Diagnosen in de Candolle's Prodromus verglichen. Soweit ich die Früchte und Samen nicht selbst zog, habe ich mich doch wenigstens bemüht, die Richtigkeit der Namen festzustellen, soweit das an den Früchten möglich war.

Über die Versuchsanordnung sei folgendes gesagt:

Die Früchte oder Samen wurden jedesmal vor der Aussaat einzeln vorsichtig durch leichten Druck mit einer Pinzette auf Taubheit geprüft, wodurch ich fast immer (mit Ausnahme der eine zu harte Fruchtschale besitzenden) die guten Früchte von den schlechten trennen konnte. Da die zur Keimung ausgesäten Früchte in der ersten Zeit meist stark schimmelten, wurden sie später vor der Aussaat fast stets sterilisiert. Es wurden zu diesem Zwecke verschiedene Lösungen probiert: 0,5 % HCl, 1 ‰ $HgCl_2$, 1 % $CuSO_4$, doch wurden die Schimmelsporen von diesen Mitteln, so lange die Samen keinen Schaden erlitten, nur zum Teil getötet. Schließlich wurden die Früchte, natürlich je nach ihrer Resistenz verschieden lange, in eine Mischung gelegt, die nach einem von Laurent (Compt. Rend. Acad. Paris. 1897. p. 887) gegebenen Rezepte hergestellt wurde und die das Verschimmeln fast vollständig verhinderte. Die Lösung bestand aus: 1 g $HgCl_2$, 1 g NaCl und 5 g HCl auf 1000 g H_2O. Nach der Sterilisation wurden die Früchte bezw. Samen vor der Aussaat gründlich unter der Wasserleitung abgewaschen. Bei den einzelnen später angeführten Keimversuchen sind die zur Anwendung gekommenen Sterilisationsmittel angegeben. Wo nichts anderes vermerkt ist, wurde die obige Laurent'sche Lösung zum Sterilisieren verwendet. Ich hätte auf das Sterilisieren lieber verzichtet, da Alfred Fischer (1907, S. 108) den in verdünnten Salz- und Säurelösungen auftretenden Wasserstoff- und Hydroxylionen einen gewissen Einfluß auf die Keimung schwer keimender Samen zuschreibt; doch war die Sterilisation wegen des sonst allzustarken Verschimmelns oft unumgänglich notwendig. Für die Beurteilung meiner Versuche sei bemerkt, daß sie in Kontrollversuchen stets gleichsinnig ausfielen, mochten die Früchte vorher sterilisiert sein oder nicht, wie ich mehrfach mit den verschiedenartigen Früchten von *Achyrachaena, Layia, Galinsoga* und *Rapistrum* konstatieren konnte.

Die Früchte bezw. Samen wurden zur Keimung in sogenannte Petrischalen gebracht, die mit einer doppelten Lage feuchten Fließpapieres ausgelegt worden waren. Nur einzelne Versuche wurden auf feucht gehaltenem Seesand ausgeführt nach dem Beispiel Lehmann's (I. p. 479), um zu prüfen, ob bei Samen, die auf Fließpapier nicht keimten, vielleicht auf diesem Substrat eine Keimung erzielt würde. Zum Anfeuchten wurde meist Leitungswasser benutzt, nur in wenigen Fällen (besonders bei den später erwähnten Sauerstoff- und Wasserstoffversuchen in Glaszilindern) destilliertes Wasser. Bei den Lichtkulturen standen die Glasschalen stets in diffusem Lichte, etwa $^1/_2$ m von einem Nordfenster entfernt, bei den Dunkelkulturen wurden die Glasschalen mit schwarz beklebten Pappstürzen überdeckt, und sie standen, wenn es sich um vergleichende Versuche mit derselben Spezies handelte, unmittelbar neben denen im Licht.

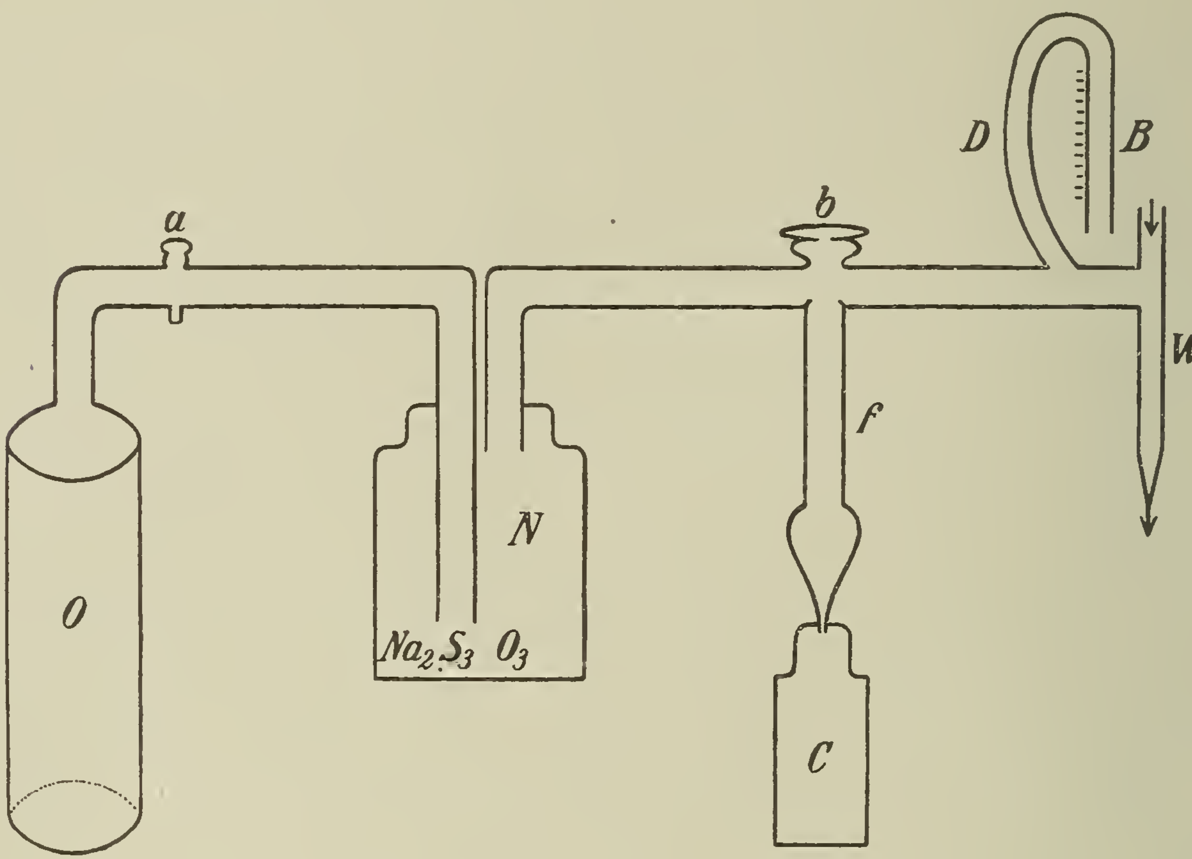
Die Temperatur in dem Zimmer, in dem die Versuche standen, betrug tagsüber im Durchschnitt 18° C., des Nachts schwankte sie etwas, besonders im Winter, doch ist sie selten unter 16° C. gesunken. Bei Versuchen in erhöhter Temperatur, im Thermostaten, ist diese in den Tabellen angegeben.

Außer den Keimungsversuchen in Luft wurden solche in Sauerstoff und Wasserstoff ausgeführt. Der Sauerstoff wurde in allbekannter Weise dadurch gewonnen, daß Kaliumchlorat und Braunstein, zu gleichen Gewichtsteilen durcheinander gemengt, in einer Retorte erhitzt wurden. Der dadurch freiwerdende Sauerstoff wurde zur Reinigung, um auch Spuren von Cl zurückzubehalten, durch drei mit KOH gefüllte U-Rohre und eine mit Natriumthiosulfat gefüllte Flasche geleitet. Nachdem ich sicher war, daß reiner Sauerstoff kam, wurde dieser in einem mit Wasser gefüllten Gasometer aufgefangen und zum Gebrauch aufbewahrt. Für die Versuche kamen Glaszilinder mit ausgeschliffenem Hals zur Verwendung von 18 cm Länge und mit einem Durchmesser von 3 cm; sie wurden, nachdem die zu keimenden Früchte bezw. Samen auf doppeltem Fließpapier liegend in den Zilinder hineingebracht worden waren, mit einem mit Fett eingeriebenen Gummistopfen fest verschlossen. Durch den Stopfen führte eine Glasröhre, die an ihrem äußeren Ende mittelst eines Gummischlauches und eines Quetschhahnes luftdicht verschlossen werden konnte. Der Gummistopfen wurde an der Berührungsstelle mit dem Glaszilinder und die Glasröhre an ihrer Durchgangsstelle durch den Gummistopfen mit Paraffin abgedichtet, so daß ein Entweichen eines Gases aus dem Glaszilinder unmöglich war, zumal noch der Gummischlauch mit dem Quetschhahn sich während der ganzen Versuchsdauer in Wasser befand. Daß sich der Sauerstoff tatsächlich wochenlang in den Glaszilindern rein hielt, habe ich mehrmals konstatieren können.

Das Fließpapier in dem Glaszilinder nahm nur etwa die untere halbe Innenfläche des Zilinders ein, so daß die Samen stets genügend Licht von der oberen Seite her erhielten. — Auf welche Weise die Zilinder leergepumpt und dann mit Sauerstoff bezw. mit Wasserstoff gefüllt wurden, möge an folgender Figur erläutert werden.

Der mit der Röhre *f* in luftdichte Verbindung gebrachte Glaszilinder *C* stand mittels des Dreiwegehahnes *b* mit dem Gasometer *O*, mit dem Barometer *B* und der Wasserstrahlpumpe *W* in Berührung. Bei entsprechender Einstellung des Hahnes *b* wurde aus sämtlichen luftführenden Räumen von der Pumpe *W* ab bis zum Hahn *a* die Luft entfernt. Aus dem durch Auspumpen der Luft sich ergebenden Barometerstande konnte dann die jedesmalige Luftdichte im Glaszilinder *C* bestimmt werden. Wenn nun der Glaszilinder soweit luftleer gepumpt war, als es zu dem betreffenden Versuche erforderlich war, wurde mittels des Dreiwegehahnes *b* der Weg von dem Gasometer *O* bis zum Zilinder *C* nach der Luftpumpe *W* hin abgesperrt und Sauerstoff aus dem Gasometer *O* durch den Hahn *a* eingelassen.

Es sei hier noch erwähnt, daß, wenn ich später in den Tabellen der Keimungsergebnisse bei den Sauerstoffversuchen angegeben habe, „die Keimung erfolgte in 20, 25, 50 usw. $^0/_0$ Sauerstoff“, der Sauerstoffgehalt der Luft gleich 100 gesetzt ist, es sich also um $^0/_0$ der ursprünglich vorhandenen Sauerstoffmenge handelt.



Damit die Kohlensäure, die bei der Atmung der Früchte entsteht, diese nicht schädigte, wurde in die Glaszilinder noch ein Porzellangefäß mit Kalilauge gestellt, indessen mit solchen Vorsichtsmaßregeln, daß ein Überfließen der Kalilauge über den Rand des Gefäßes, das infolge der starken hygroskopischen Anziehungskraft der Kalilauge hätte eintreten können, ausgeschlossen war.

Der bei meinen Keimversuchen verwandte Wasserstoff wurde im Kippschen Apparat durch Übergießen garantiert arsenfreier Zinkstangen mit verdünnter Schwefelsäure gewonnen. Um noch etwa auftretende Spuren von Verunreinigungen zu entfernen, wurde das Gas vor dem Gebrauch durch eine Flasche mit Kaliumpermanganatlösung und darauf, um ihm eventuell noch anhaftende Wasserteilchen zurückzuhalten, durch konz. Schwefelsäure geleitet. Das Auspumpen des Glaszilinders und das Einlassen des Wasserstoffs geschah in derselben Weise wie bei den Sauerstoffversuchen.

Bei dem Schälen von Früchten ist wohl zu unterscheiden zwischen der Befreiung der Früchte von der Fruchtschale oder Samenschale und von beiden zugleich. Die Hüllen wurden mit einer Pinzette oder bei dickeren Schalen mit dem Messer entfernt, wobei es leider bei der einen oder anderen Spezies nicht immer zu vermeiden war, daß die Samenschale bezw. der Embryo bei der geringen Größe vieler Früchte ein wenig verletzt wurde, ein Umstand, der die gleichmäßige Bedingung der Keimung für die verschiedenartigen Samen zuweilen zugunsten der einen oder anderen Sorte etwas verschoben haben kann.

Als gekeimt wurden die Früchte bezw. Samen dann bezeichnet, wenn die Radicula aus der Frucht- bezw. Samenschale soeben herausgetreten war. Bei den von Frucht- und Samenschale befreiten Embryonen wurde der Zeitpunkt, wo der Embryo eine Vergrößerung erkennen ließ, die über eine gewöhnliche Quellung weit hinausging, oder wo die Radicula eine leichte Krümmung (geotr. Reakt.) erfahren hatte, als Beginn der Keimung angenommen.

Die Zählung der Keimlinge geschah in der Regel, wenn nicht bei den einzelnen Tabellen eine andere Zeit angegeben ist, vormittags, wie denn auch die Aussaaten der Gleichmäßigkeit halber meist am Vormittage vorgenommen wurden.

In den in der Arbeit aufgeführten Tabellen bezw. gezeichneten Kurven ist unter der angegebenen Anzahl der gekeimten Früchte bezw. Samen fast stets die Prozentzahl, nur in wenigen Fällen die absolute Zahl zu verstehen; letzteres ist dann besonders bemerkt.

Über die Ergebnisse meiner Untersuchungen hat C. Correns (II, 1910, p. 258—259), während ich noch mit der Arbeit beschäftigt war, berichtet, worauf ich hier hinweisen möchte.

Bevor ich mich nun dem Hauptteile der Arbeit zuwende, halte ich es für meine Pflicht, Herrn Professor Dr. C. Correns für sein meiner Arbeit immerwährend entgegengebrachtes reges Interesse meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich Herrn Professor Dr. Tobler für seine Unterstützungen und Ratschläge, die er mir während der Arbeit freundlichst erteilte.

B. Spezieller Teil.

1. Die Einzelergebnisse der Keimversuche von den untersuchten Arten.

I. Compositae.

Für eine genaue Orientierung über die Früchte der Compositen wäre es vielleicht ganz erwünscht, diesem Teile eine Übersicht über die besonderen Blütenverhältnisse und die Charakteristik der Früchte der Kompositen voranzustellen. Doch muß ich, da die Arbeit einen zu großen Umfang annehmen würde, davon Abstand nehmen und im einzelnen auf die Beschreibung von Hoffmann in Engler und Prantl, natürliche Pflanzenfamilien, IV. Teil, Abteilung 5, Seite 87—88, S. 92 ff. und S. 113—116 verweisen. Nur ganz allgemein sei gesagt, daß wir bei den Früchten der Kompositen unterscheiden können zwischen solchen, die aus verschiedenartigen Blüten, d. h. teils aus ♀ und teils aus ☿, und denen, die aus gleichartigen, d. h. entweder aus lauter ♀ oder aus lauter ☿, hervorgegangen sind.

Im ersten Falle sind im Köpfchen die Randblüten strahlförmig, ständig ♀ und geben „Randfrüchte", die Blüten in der Mitte des Blütenköpfchens, die Scheibenblüten, röhrenförmig, ☿ und geben „Scheibenfrüchte".

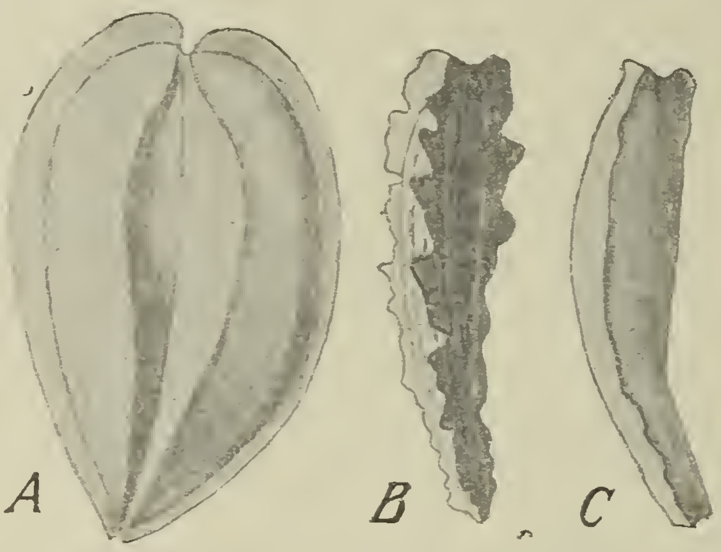


Fig. 1. *Dimorphotheca hybrida.*
A Scheibenfrucht. *B* gewöhnliche Randfrucht. *C* eine der äußeren Randfrüchte. 3mal vergr.

a) Pflanzen, deren Früchte aus wenigstens in fortpflanzungs-physiologischem Sinne verschiedenartigen Blüten, d. h. aus ♀ und ☿, hervorgehen.

Dimorphotheca Mnch. (**Tubulifloreae-Calenduleae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenfam. IV. Teil. Abt. 5. Seite 306).

Dimorphotheca hybrida.

Von den dieser Pflanze eigentümlichen beiden Fruchtformen haben die Scheibenfrüchte etwa die Form eines Stechhebers, sind nach der Mikropyle zumeist etwas gebogen und spitz zulaufend, im ganzen rundlich und mit einem breiten Flügelrand versehen (Fig. 1, *A*). Die Randfrüchte, den Scheibenfrüchten durchaus unähnlich, sind dreikantig, keulenförmig, an den Kanten stark höckerig, länglich und am unteren Ende zugespitzt. (Fig. 1, *B*.) Einige von den ganz am Rande der Blütenscheibe sitzenden Randfrüchten haben zwar fast dieselbe Form wie die anderen Randfrüchte, nur sind sie völlig glatt gestaltet. (Fig. 1, *C.*) Übergänge zwischen Scheiben- und Randfrüchten fehlen.

Im Gewicht wiesen die Scheiben- und Randfrüchte einen wesentlichen Unterschied auf, und es war auch wiederum bei den von zwei verschiedenen Samenhandlungen bezogenen Früchten eine merklich andere Gewichtsdifferenz festzustellen.

So wog 1. bei den von Haage & Schmidt in Erfurt erhaltenen Früchten eine lufttrockene

	Scheibenfrucht mgr	Randfrucht mgr
Frucht (Mittel bei den Scheibenfrüchten aus je 4mal 100 Stück, bei den Randfrüchten aus je 4mal 50 Stück)	7,514	9,865
Die Fruchtschale einer Frucht (Mittel aus derselben Anzahl wie vorher)	2,609	4,365
Ein Samen (Mittel bei den Scheibenfrüchten aus je 2mal 100 Stück, bei den Randfrüchten aus je 2mal 70 Stück) . . .	4,905	5,500

2. Bei den von Benary in Erfurt bezogenen wogen

	Scheibenfrucht mgr	Randfrucht mgr
die lufttrockene Frucht (Mittel aus je 4mal 100 Stück)	8,925	12,200
die Fruchtschale einer Frucht (Mittel aus je 2mal 100 Stück)	3,470	6,270
ein Samen (Mittel aus je 2mal 100 Stück) .	5,450	6,900

Aus den eben mitgeteilten Zahlen geht hervor, 1. daß die Randfrüchte schwerer sind als die Scheibenfrüchte, 2. daß der Unterschied im Gewicht ihrer Samen zugunsten der Randfrüchte zwar nicht sehr groß ist, daß aber die Fruchtschale der Scheibenfrüchte viel leichter ist als die der Randfrüchte (um 40,2 % bzw. um 44,6 %). Im Gegensatz zu diesen Resultaten bei *Dimorphotheca hybrida* stehen die seinerzeit von Correns (I, p. 174) bei *Dimorphotheca pluvialis* erhaltenen, nach denen der Unterschied im Gewicht der Scheiben- und Randfrüchte weniger im Gewicht der Fruchtschalen als in dem der Embryonen lag.

Die Tabelle 1 stellt das Ergebnis eines Keimversuches dar, der mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten im Licht und im Dunkeln am 11. XI. 1909 angesetzt wurde. Material von Haage & Schmidt in Erfurt.

Die Anzahl der Keimlinge des Licht- und Dunkelversuches zeigen, daß Scheiben- und Randfrüchte anfangs fast gleich schnell zu keimen beginnen, daß die Randfrüchte indessen bald die Scheibenfrüchte weit überholen und rascher als diese keimen. Im Verlaufe dieses ganzen Versuches, der am 29. XII. 1909 abgebrochen wurde, haben die Randfrüchte sowohl im Licht als im Dunkeln auch eine höhere Prozentzahl der Keimlinge erzielt, indem im Licht von den

Randfrüchten 190 %, im Dunkeln 164,6 % mehr gekeimt sind als von den Scheibenfrüchten.

Ein Vergleich des Lichtversuches mit dem Dunkelversuch ergibt, daß sowohl Scheiben- wie Randfrüchte anfangs im Dunkeln schneller keimen, jedoch im Dunkeln hinter denen im Licht in der Anzahl der Keimlinge schließlich zurückbleiben und zwar so, daß zum Schluß die Scheibenfrüchte im Licht etwas besser als die im Dunkeln und die Randfrüchte im Licht besser gekeimt sind, doch von den Scheibenfrüchten relativ weniger als von den Randfrüchten, indem die Dunkelheit die Prozentzahl der gekeimten Scheibenfrüchte von 20 % auf 17 %, die der Randfrüchte von 58 % auf 45 % herabsetzte. Ähnliche Ergebnisse erhielt ich durch verschiedene Wiederholungsversuche mit Material von Haagé & Schmidt in Erfurt.

Tabelle 1.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R.	S	R
14. XI. 09	—	—	—	—
15.	—	—	2	4
16.	—	3	3	5
17.	3	3	6	5
18.	6	8	11	12
19.	9	12	13	15
20.	12	13	14	20
21.	15	16	16	23
22.	16	20	16	30
23.	19	25	16	30
24.	20	27	17	35
25.	20	32	17	37
26.	20	38	17	40
27.	20	44	17	43
28.	20	45	17	43
29.	20	49	17	43
30.	20	50	17	43
1. XII.	20	50	17	44
2.	20	51	17	44
3.	20	54	17	44
4.	20	54	17	44
5.	20	55	17	45
6.	20	56	17	45
7.	20	57	17	45
8.	20	57	17	45
9.	20	57	17	45
10.	20	57	17	45
11.	20	57	17	45
12.	20	57	17	45
13.	20	57	17	45
14.	20	57	17	45
15.	20	57	17	45
16.	20	58	17	45
29.	20	58	17	45

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch vom 11. XI. bis 29. XII. 09 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Weitere Versuche mit völlig intakten Früchten, einen Ausgleich in der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte durch Einwirkung von Chemikalien, z. B. von Aluminiumacetat, wie Ernst Lehmann (I, p. 482) dieses zur Beschleunigung der Keimung bei Samen von *Ranunc. sceleratus* angewandt hat, auf die beiderlei Früchte herbeizuführen, schlugen fehl. Bei einem Versuche, wo je 100 Scheiben- und Randfrüchte 1 Stunde lang vor der Aussaat in einer gesättigten Lösung von essigsaurer Tonerde gelegen hatten, war das Verhältnis der im Licht gekeimten Scheiben- und Randfrüchte 8 Tage nach der Aussaat S : R = 2 : 5, der im Dunkeln = 5:15, das Schlußverhältnis vier Wochen nach der Aussaat S : R = 6 : 43 bei denen im Licht, 9:49 bei denen im Dunkeln.

Bei dem niedrigen Prozentsatz, den die Scheibenfrüchte nach Behandlung mit Aluminiumacetat bei diesem Versuche erzielten, muß man wohl annehmen, daß die Scheibenfrüchte durch die Säure etwas geschädigt worden sind.

Es wurden dann die verschiedenartigen Früchte der *Dim. hybrida* vor der Aussaat ½ bis 1 Stunde lang in 50 und mehr Grad C. warmem Wasser vorgewärmt. Das Vorwärmen geschah in der Weise, daß ein Gläschen mit Wasser in einem kleinen Thermostaten auf eine bestimmte Temperatur gebracht wurde, und, sobald diese erreicht war, die Früchte in das erwärmte Wasser hineingelegt wurden. In den Fällen, in denen das Wasser über 50° C. (bis höchstens 56° C.) bei der Vorwärmung erhitzt worden war, erfolgte innerhalb 5 Wochen nach der Aussaat überhaupt keine Keimung. Bei einstündiger Vorwärmung in konstanter Temperatur von 50° C. waren bei einer Aussaat von je 50 Scheiben- und Randfrüchten (Material von Benary) im Licht nach 9 Tagen gekeimt: S : R = 10 : 12 %, nach 19 Tagen = 16 : 36 %; damit hörte die Keimung auf. Es wurde also durch Vorwärmen auch keine gleichmäßige Keimung erzielt. Vielleicht hatten aber die Scheibenfrüchte durch das Vorwärmen gegenüber den Randfrüchten eine Schädigung erfahren.

Um den Wasser- und Luftzutritt zu den Embryonen zu erleichtern und den mit einer dickeren Fruchtschale versehenen Randfrüchten denselben gleichschnellen Zutritt des Wassers und der Luft zum Embryo zu verschaffen wie den mit einer dünneren Fruchtschale versehenen Scheibenfrüchten, wurden bei den folgenden Keimversuchen beiderlei Embryonen immer mehr von ihrer Fruchtschale, zuletzt auch von ihrer Samenschale befreit.

So wurden bei je 50 Scheiben- und Randfrüchten, nachdem sie 1 Stunde lang sterilisiert und dann 10 Minuten lang injiziert worden waren, d. h. die Luft aus der Fruchtschale mittels einer Wasserluftpumpe herausgesaugt worden war, mit einer glühenden Nadel die Fruchtschalen durchstochen. Material von Benary. Beginn des Versuches am 18. II. 10.

Es stellte sich hierbei ein kleiner, wenn auch noch ziemlich unbedeutender Unterschied gegen die Ergebnisse der früheren Versuche heraus. Einmal keimten die Früchte im ganzen besser, und zweitens wurde die Differenz in der Anzahl der gekeimten Scheiben-

und Randfrüchte am Ende des Keimversuches, das war am 23. III. 1910, geringer. Das Keimverhältnis war 7 Tage nach der Aussaat: S : R = 50 : 22, nach 9 Tagen = 64 : 38, nach 12 Tagen = 72 : 56 und am Schluß 72 : 80.

Merkwürdigerweise keimten bei diesen von Benary bezogenen Früchten die Scheibenfrüchte anfangs schneller, wurden indessen von den Randfrüchten nach einiger Zeit überholt, eine Tatsache, die sich auch im Gegensatz zu den von Haage & Schmidt erhaltenen Früchten öfters bei weiterem von Benary zugesandten Material und den mit diesem angesetzten Keimversuchen herausstellte, wie aus späteren Keimresultaten zu ersehen ist.

Folgende Versuche mögen den Einfluß veranschaulichen, den weitergehender Zutritt der Luft und des Wassers zur Folge hat.

Tabelle 2.

Es wurden 156 Scheiben- und 150 Randfrüchte 24 Stunden in H_2O gelegt, darauf 1/4 Stunde sterilisiert und die Fruchtschale der Länge nach zur Hälfte von beiden Fruchtformen entfernt. Material von Benary. Versuchsbeginn am 25. II. 1910.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht S	im Licht R
26. II. 10	—	—
27.	5	—
28.	26	3
1. III.	47	7
2.	58	21
3.	64	39
4.	71	45
5.	74	51
6.	75	58
7.	76	69
8.	77	73
9.	79	76
10.	79	77
11.	79	77
12.	79	77
13.	80	78
14.	81	78
15.	81	79
16.	81	79
17.	81	79
18.	81	80
19.	81	80
20.	81	81
21.	81	81
22.	81	81
23.	81	81
24.	81	81
25.	81	81
26.	81	82
4. IV.	81	83
8.	81	84

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch vom 25. II. bis 8. IV. 1910 mit von der Fruchtschale zur Hälfte befreiten 156 Scheiben- (S) und 150 Rand- (R) Früchten.

Abgesehen davon, daß die Früchte im ganzen infolge der Schälung rascher keimen und die Scheibenfrüchte anfangs schneller als die Randfrüchte, zeigt sich, daß nach zehntägiger Versuchsdauer die Keimung der beiden Früchte fast gleich verläuft und bis zum Schluß des Versuches so bleibt. Worauf die anfänglich starke Verzögerung in der Keimung der Randfrüchte gegenüber den Scheibenfrüchten bei diesem Versuche beruhte, kann ich mir nicht erklären, vielleicht darauf, daß bei der Schälung die dickere Fruchtschale der Randfrüchte schwerer von den Embryonen zu trennen war und infolgedessen verschiedene Randfrüchte verletzt worden sind. Dessenungeachtet bleibt jedenfalls die Tatsache bestehen, daß schon bei den zur Hälfte geschälten Früchten ein Einfluß der Schälung auf den Keimverlauf festzustellen ist.

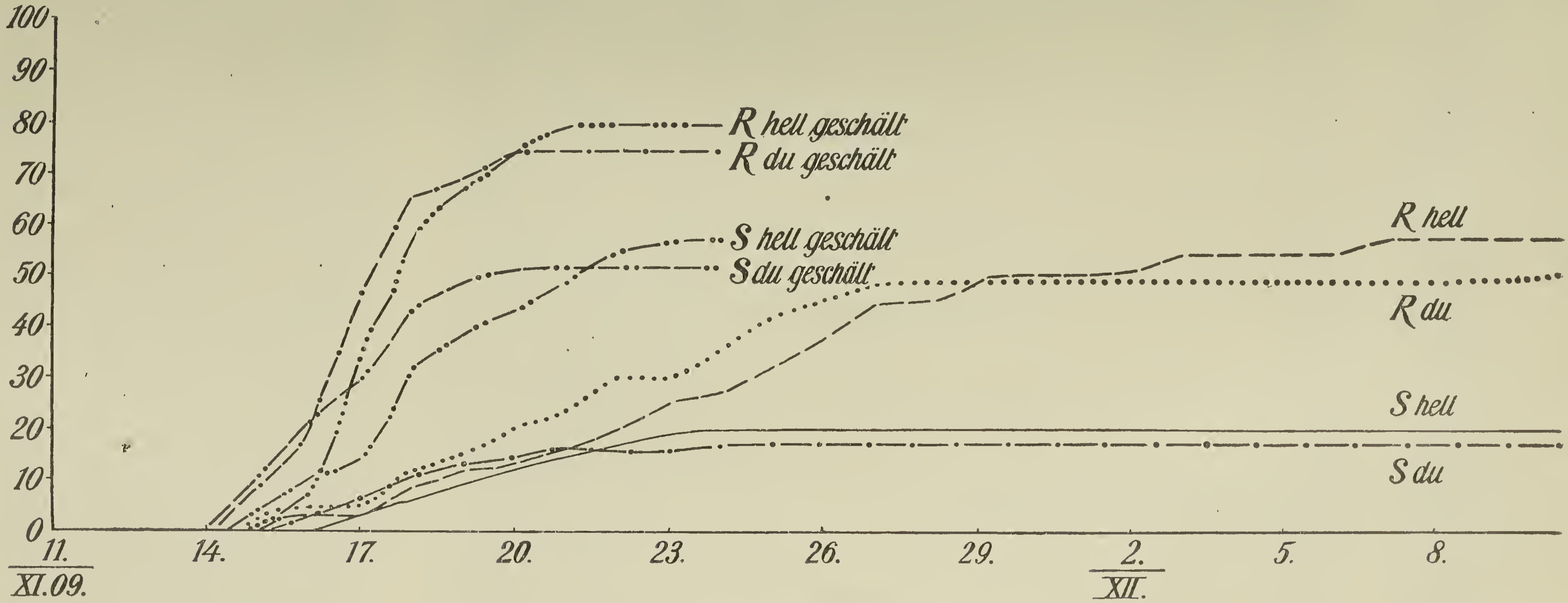
Tabelle 3.

Um durch noch schnelleren und besseren Zutritt von Wasser und Luft zum Embryo eine gleichmäßigere Keimung zu erzielen, wurde von je 200 Scheiben- und Randfrüchten die ganze Fruchtschale entfernt, und je 100 Samen von ihnen wurden im Licht und im Dunkeln zur Keimung ausgelegt. Material von Haage & Schmidt, Erfurt. Versuchsbeginn am 11. XI. 1909.

Es waren gekeimt in % am:	von der Fruchtschale befreit				ungeschält			
	im Licht		im Dunkeln		im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R	S	R	S	R
14. XI. 09	—	—	—	—	—	—	—	—
15.	4	1	11	9	—	—	2	4
16.	10	7	22	21	—	3	3	5
17.	13	33	29	46	3	3	6	5
18.	32	57	43	65	6	8	11	12
19.	38	67	48	68	9	12	13	15
20.	43	74	52	74	12	13	14	20
21.	48	78	52	74	15	16	16	23
22.	54	78	52	74	16	20	16	30
23.	56	78	52	74	19	25	16	30
24.	56	78	52	74	20	27	17	35
25.					20	32	17	37
26.					20	38	17	40
27.					20	44	17	43
28.					20	45	17	43
29.					20	49	17	43
30.					20	50	17	43
1. XII.					20	50	17	44
10.					20	57	17	45
29.					20	58	17	45

Dimorphotheca hybriba. Keimversuch vom 11. XI. bis 29. XII. 1909 mit je 100 ungeschälten und je 200 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Als Vergleich zu diesem Keimversuch mit geschälten Früchten sei der zu gleicher Zeit angesetzte mit ungeschälten hinzugenommen, dessen Ergebnis in Tabelle 1 bereits mitgeteilt ist. Die Tabelle 3



Kurventafel I.

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch vom 11. XI. bis 29. XII. 1909 mit je 100 ungeschälten und je 200 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

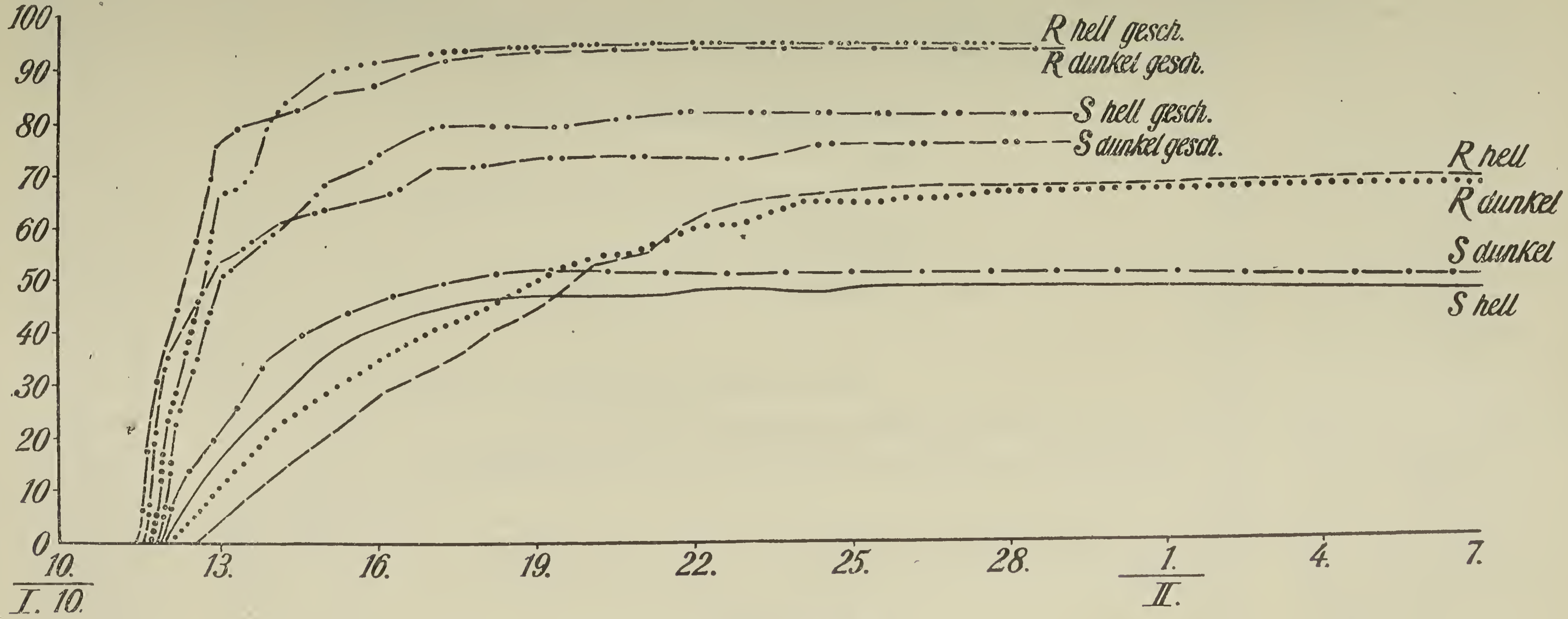
beweist ein viel schnelleres und besseres Keimen der geschälten gegenüber den ungeschälten Früchten, indessen wird der Unterschied in der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte, wie er sich bei den ungeschälten zeigt, durch die Schälung nicht aufgehoben. Es geht sogar fast im gleichen Verhältnis die Keimung der geschälten

Tabelle 4.

	von der Fruchtschale befreit				ungeschält			
	im Licht		im Dunkeln		im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R	S	R	S	R
11. I. 10	—	—	—	—	—	—	—	—
12. 10° vorm.	23	22	36	37	3	—	9	1
12. $4^1/_2$° nm.	33	43	43	56	—	—	—	—
13. $8^1/_2$° vm.	50	66	53	76	16	4	21	11
13. $5^1/_2$° nm.	54	68	56	80	—	—	—	—
14.	59	81	60	81	26	13	36	22
15.	68	89	63	85	36	20	42	28
16.	73	91	66	87	41	28	46	35
17.	79	93	71	92	44	33	49	41
18.	79	94	72	93	46	39	51	45
19.	79	94	73	93	47	45	52	50
20.	80	94	73	94	47	53	52	54
21.	81	94	73	94	47	56	52	56
22.	82	94	73	94	48	62	52	60
23.	82	94	73	94	48	65	52	62
24.	82	94	75	94	48	65	52	65
25.	82	94	76	94	49	67	52	65
26.	82	94	76	94	49	68	52	66
27.	82	94	76	94	49	68	52	66
28.	82	94	76	94	49	68	52	67
29.	82	94	76	94	49	68	52	67
30.					49	68	52	68
31.					49	68	52	68
1. II.					49	69	52	68
2.					49	69	52	69
3.					49	69	52	69
4.					49	70	52	69
5.					49	70	52	69
6.					49	70	52	69
7.					49	70	52	69
8.					49	70	52	70
9.					49	70	52	70
10.					49	70	52	70
11.					49	70	52	70

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch vom 10. I. bis 11. II. bezw. bis 29. I. 1910 mit je 200 ungeschälten bzw. je 100 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

und zwar im Licht wie im Dunkeln Hand in Hand mit der der ungeschälten Früchte (vergl. hierzu Tabelle 1), indem auch die geschälten Randfrüchte sowohl im Licht wie im Dunkeln schneller und besser als die geschälten Scheibenfrüchte keimen, daß ferner die Keimung beider Fruchtformen im Dunkeln schneller erfolgt und erst allmählich die Scheibenfrüchte im Licht die im Dunkeln und die Randfrüchte im Licht die anderen Randfrüchte im Dunkeln



Kurventafel II.

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch vom 10. 1. bis 11. II. bezw. 29. I. 1910 mit je 200 ungeschälten bzw. je 100 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

um einige Keimprozente überholen, jedoch ist am Ende des Versuches die Differenz in der Prozentzahl der gekeimten geschälten Randfrüchte geringer als bei den ungeschälten Randfrüchten, indem bei diesen das Keimprozent von 58 im Licht auf 45, bei jenen von 78 im Licht auf nur 74 durch die Dunkelheit herabgesetzt ist.

Ein Übersichtsbild über diese verschiedenartige Keimung gibt die Kurventafel I.

Bei einem anderen Keimversuche mit geschälten Früchten war das Ergebnis anfangs, d. h. am 6. Tage nach der Aussaat: S hell : R hell = 3 : 3 %, S dunkel : R dunkel = 6 : 7 %, am 9. Tage nach der Aussaat: S hell : R hell = 32 : 69 %, S dunkel : R dunkel = 40 : 71 %, am Schluß, d. h. nach 14tägiger Versuchsdauer: S hell : R hell = 45 : 77 %, S dunkel : R dunkel = 49 : 79 %.

Daß auch bei den von Benary bezogenen Früchten ähnliche Resultate wie die angegebenen erzielt wurden, zeigt die Tabelle 4,

Tabelle 5.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht S	im Licht R
22. III. 10 1 Uhr nachm. ausgesät	—	—
22. 8 „ nachm.	2	—
23. 9½ Uhr vorm.	4	—
23. 7½ „ nachm.	6	4
24. 9½ „ vorm.	20	20
25.	74	80
26.	80	86
4. IV.	82	92
7.	82	94

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch mit je 50 von Frucht- und Samenschale befreiten Rand- (R) und Scheiben- (S) Früchten.

die auch der Übersichtlichkeit wegen in der Kurventafel II wiedergegeben ist. Es wurden zu diesen Keimversuchen mit von der Fruchtschale befreiten beiderlei Früchten von *Dimorphotheca hybrida* je 100, zu den mit intakten je 200 Früchte verwandt. Versuchsbeginn am 10. I. 1910.

Bei den bisherigen Keimversuchen, bei denen die beiderlei Früchte entweder ungeschält oder teilweise oder ganz von der Fruchtschale befreit zur Keimung ausgesät worden waren, war in den meisten Fällen ein ziemlich großer Unterschied in der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte bezw. ihrer Samen festzustellen, und zwar sowohl in der Keimungsenergie als auch in der Keimkraft. Eine wesentliche Änderung tritt hierin jedoch ein, wenn von den Früchten außer der Fruchtschale auch noch die Samenschale entfernt wird. Es wurden mit solchen Früchten resp. ihren Embryonen drei Versuche angesetzt, die uns ein wenn auch nicht völlig übereinstimmendes, so doch eindeutiges Urteil geben. Tabelle 5 ist das Ergebnis eines Keimversuches, der mit je 50 von Frucht- nnd Samenschale befreiten Scheiben- und Randfrüchten ausgeführt wurde.

Versuchsbeginn am 22. III. 1910 1 Uhr nachmittags. Die Früchte hatten vor der Schälung 48 Stunden in Wasser gelegen.

Tabelle 6 ist das Keimergebnis von je 75 Scheiben- und Randfrüchten, deren Frucht- und Samenschale nach 36stündigem Verweilen in Wasser entfernt worden war. Beginn dieses Versuches am 5. IV. 1910 1 Uhr nachmittags.

Tabelle 6.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht	
	S	R
5. IV. 10 1 Uhr nachm. ausgesät	—	—
5. 7 „ nachm.	—	—
6. 9 „ vorm.	3	—
6. 7 „ nachm.	19	12
7. 9 „ vorm.	44	54
7. 7 „ nachm.	59	76
8. 9 „ vorm.	81	87
8. 7 „ nachm.	85	89
9. 9 „ vorm.	89	91
10.	89	92
11.	89	93
12.	89	95

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch mit je 75 von Frucht- und Samenschale befreiten Rand- (R) und Scheiben- (S) Früchten.

Tabelle 7.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht:	
	S	R
2. III. 10 12 Uhr mittags ausgesät	—	—
3. 11 „ vorm.	1	—
3. 8 „ nachm.	5	—
4. 10$^1/_2$ „ vorm.	17	2
5.	76	56
6.	85	85
7.	92	92
8.	92	92
9.	94	94

Dimorphotheca hybrida. Keimversuch mit je 100 von Frucht- und Samenschale befreiten Rand- (R) und Scheiben- (S) Früchten.

Tabelle 7 bringt das Ergebnis von je 100 ausgesäten von Frucht- und Samenschale befreiten Scheiben- und Randfrüchten, die vor der Schälung 24 Stunden in Wasser gelegen hatten.

Versuchsbeginn am 2. III. 1910; die Scheibenfrüchte waren an diesem Tage um 12 Uhr mittags, die Randfrüchte erst um 5$^1/_2$ Uhr nachmittags ausgelegt.

Das zu den drei letzten Versuchen verwandte Material war von Benary.

Die Keimversuche der Tabelle 6 und 7 ergeben ein fast bezw. völlig gleiches Endresultat in der Anzahl der gekeimten Embryonen der Scheiben- und Randfrüchte. Wenn dieses in Tabelle 5 nicht der Fall ist, so muß man bedenken, daß dieser Versuch mit nur je 50 Früchten angesetzt wurde und in Wirklichkeit das Keimverhältnis S : R = (41) : (47) (= absolute Keimzahlen) ist. Ferner ist der Beginn der Keimung bei Scheiben- wie Randfrüchten ziemlich übereinstimmend.

Die Embryonen der Scheibenfrüchte keimen nur wenig schneller als die der Randfrüchte. Das Zurückbleiben der Embryonen der Randfrüchte in Tabelle 7 rührt sicherlich nur davon her, daß diese, wie oben schon bemerkt wurde, erst $5^1/_2$ Stunden später zur Keimung ausgelegt werden konnten.

Was dann den mittleren Keimverlauf in den drei Versuchen anbelangt, so ist die Keimung der zweierlei Embryonen um so gleichmäßiger, je mehr von ihnen zur Aussaat genommen wurden.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Randfrüchte keimen im Licht und im Dunkeln etwas schneller und viel besser (in höherer Prozentzahl) als die Scheibenfrüchte im Licht und im Dunkeln.
2. Lichtabschluß fördert das Anfangsstadium der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte, setzt jedoch das Keimprozent am Schluß herab, indessen das der Randfrüchte mehr als das der Scheibenfrüchte.
3. Teilweise oder gänzliche Entfernung der Fruchtschale erhöht die Schnelligkeit der Keimung und die Prozentzahl der keimenden Scheiben- und Randfrüchte.
4. Die Keimung der von der Fruchtschale gänzlich befreiten Scheiben- und Randfrüchte im Dunkeln gegenüber denen im Licht erfolgt, abgesehen von der größeren Schnelligkeit der Keimung, in derselben Weise wie die Keimung der ungeschälten Scheiben- und Randfrüchte im Dunkeln gegenüber denen im Licht, doch ist der Unterschied in der Prozentzahl der Keimlinge am Schluß des Keimverlaufs viel geringer.
5. Die von Frucht- und Samenschale befreiten Scheiben- und Randfrüchte keimen bedeutend rascher als die ungeschälten oder nur von der Fruchtschale befreiten Früchte; die Differenz in der Prozentzahl der Keimlinge, die sich am Anfang der Keimung noch zeigt, verschwindet in kurzer Zeit nach dem Keimungsbeginn und ist am Schluß der Keimung fast gleich 0.

Anmerkung: *Dimorphotheca hybrida* bringt wahrscheinlich bei verschiedenen Kulturbedingungen zwei Typen von Scheiben- und Randfrüchten hervor. Bei der einen Gruppe keimen die Randfrüchte, bei der anderen die Scheibenfrüchte anfangs etwas schneller. Die Randfrüchte beider Typen keimen jedoch besser (in höherer Prozentzahl) als die Scheibenfrüchte.

Dimorphotheca pluvialis (L.) Mnch.

Bei dieser Calendulacee sind die Scheiben- und Randfrüchte in ihrem Aussehen scharf getrennt. Die ersteren sind länglich-rund und laufen an beiden Enden spitz zu; dazu sind sie von einem breiten ovalen, am Rande sich verdickenden Flugsaum umgeben. (Fig. 2, *A*).

Bei den letzteren sind wieder zwei Formen zu unterscheiden: die mehr nach der Mitte des Blütenköpfchens stehenden sind länglich-dreikantig, etwas abgerundet und besonders runzelig (Fig. 2, *B*), die nach außen hin stehenden weichen insofern von den runzeligen ab, als sie glatt sind und ein wenig größer (Fig. 2, *C*).

Die Zahl der Scheibenfrüchte ist etwa 3 mal größer als die der Randfrüchte.[1])

Die Ergebnisse meiner mit den dreierlei Früchten der *Dim. pluvialis* vorgenommenen Keimversuche sind folgende.

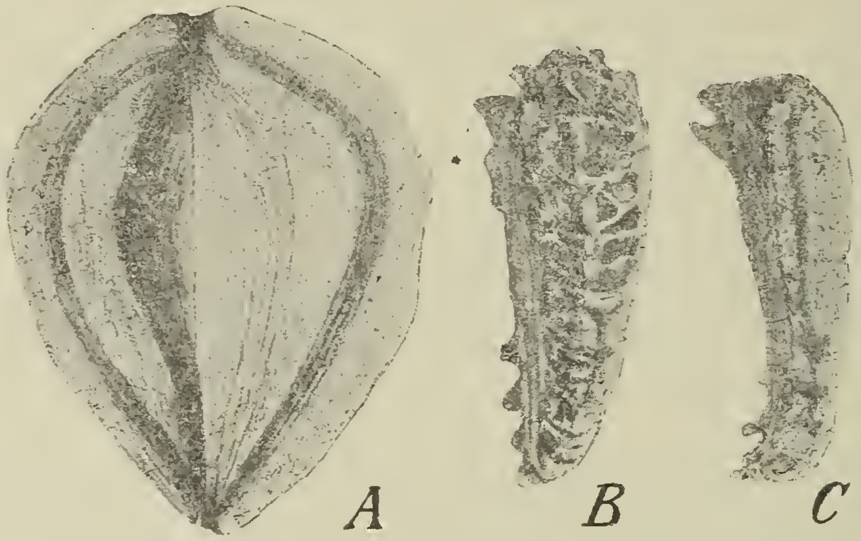


Fig. 2. *Dimorphotheca pluvialis.*
A Scheibenfrucht. *B* gewöhnliche Randfrucht. *C* eine der äußeren Randfrüchte.
7mal vergr.

Zunächst konnte ich nur die von Correns seiner Zeit erzielten Ergebnisse seiner Keimversuche im Licht mit ungeschälten Früchten bestätigen. Die beiden etwas verschiedenen Formen der Randfrüchte, die runzeligen und die glatten, habe ich bei meinen Versuchsreihen noch getrennt ausgesät, und es zeigte sich, daß die den Scheibenfrüchten auf den einzelnen Blütenköpfchen näher stehenden „runzeligen" Randfrüchte zwar langsamer und schlechter als die Scheibenfrüchte, indessen etwas rascher und besser als die ganz am Rande stehenden „glatten" Randfrüchte keimen.

Gänzlicher Lichtmangel beeinflußt die Keimung im ganzen zwar nur wenig, doch die dreierlei Früchte wieder in verschiedener Weise. Die Scheibenfrüchte keimen im Dunkeln fast gleich wie im Licht, aber in etwas niedriger Prozentzahl (86 : 89 %), während die Randfrüchte — und zwar die runzeligen und die glatten —

---

[1]) Anmerkung. Ich zählte einmal auf 39 Blütenköpfchen 1081 Scheiben- und 359 Randfrüchte, d. h. das Verhältnis von S : R = 3 : 1; ein anderes Mal auf 35 Köpfchen 1057 Scheiben- und 432 Randfrüchte, d. h. S : R = 30,2 : 12,3.

im Dunkeln anfangs etwas schneller als im Licht keimen, später aber die runzeligen im Dunkeln in derselben Anzahl wie die im Licht, die glatten im Dunkeln etwas besser (86 : 79 %) als die im Licht.

Tabelle 8 gibt eine Übersicht über das Ergebnis eines im Licht und im Dunkeln mit je 100 Scheiben-, runzeligen und glatten Randfrüchten angesetzten Versuches.

Material von Haage & Schmidt, Versuchsbeginn am 27. XI. 1909.

Weitere Keimversuche in erhöhter Temperatur nach und ohne vorherige Behandlung der Früchte mit Säuren und Keimung in Knopscher Nährlösung ergaben nie einen Ausgleich in der Keimdifferenz.

Tabelle 8.

Es waren gekeimt am:	I im Licht			II im Dunkeln		
	S	R runzelig	R glatt	S	R runzelig	R glatt
28. XI. 09.	—	—	—	—	—	—
29.	9	—	1	13	2	2
30.	65	31	37	65	40	35
1. XII.	81	58	55	79	65	62
2.	86	70	70	81	71	72
3.	88	77	71	84	77	79
4.	88	80	74	84	80	79
5.	88	80	76	86	81	79
6.	88	80	78	86	81	81
7.	89	81	78	86	82	83
8.	89	82	78	86	83	85
9.	89	83	78	86	83	85
10.	89	83	78	86	84	85
11.	89	83	78	86	84	86
12.	89	83	79	86	84	86
13. I. 10.	89	84	79	86	84	86
20.	89	84	79	86	84	86

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 27. XI. 09—20. I. 10 im Licht und im Dunkeln mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Tabelle 9 gibt die Ergebnisse zweier Versuche wieder, die im Thermostaten bei einer Temperatur von 21—22° C. angesetzt worden waren. Die Früchte des Versuches Tabelle 9, II waren $^1/_2$ Stunde bei 32—38° C. vorgewärmt, hatten dann noch 2 Stunden in 0,3 Mol HNO_3-Lösung von 36° C. gelegen und waren darauf nach gründlicher Abwaschung ausgesät.

Versuchsbeginn am 3. XII. 1909. Material von Haage & Schmidt.

Man sieht, daß die Früchte ohne vorherige Behandlung mit HNO_3-Lösung bei erhöhter Temperatur im ganzen schneller keimen (vergl. hierzu Tabelle 8, II), daß aber an dem Keimverhältnis der Scheibenfrüchte zu den runzeligen und glatten Randfrüchten, das die Keimversuche im Licht und im Dunkeln ergeben hatten, kaum etwas geändert wird. Salpetersäure wirkt auf die Früchte verschieden ein. Die Scheibenfrüchte keimen zwar bei einer Temperatur von 21—22° C., aber erheblich langsamer als ohne vorherige Behandlung. Die Keimung der Randfrüchte bleibt indessen völlig aus. Erst als am 9. XII. 1909 der Versuchsraum gewechselt wurde und die Früchte im Zimmer im Dunkeln bei einer Temperatur von 17—18° C. aufbewahrt wurden, begannen auch die Randfrüchte zu keimen, jedoch blieb das Keimprozent sehr klein; das Keimverhältnis war am Schluß des Versuches: S : R (runzelig): R (glatt) = 68 : 16 : 11 gegenüber 92 : 94 : 82 bei denen ohne vorherige Behandlung mit HNO_3-Lösung; die letzteren standen vom 9. XII. 1909 ab auch im Dunkeln in einem Zimmer von der Temperatur 17—18° C.

Tabelle 9.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	in Thermostaten (Temp. 21—22° C.)					
	I ohne Behandlg. m. HNO_3			II mit HNO_3 Behandlung		
	S	R runzelig	R glatt	S	R runzelig	R glatt
4. XII. 09.	—	—	—	—	—	—
5. 10 Uhr v.	34	16	16	1	—	—
5. 7 Uhr n.	68	32	26	1	—	—
6. 8 Uhr v.	84	56	38	4	—	—
6. 6 Uhr n.	84	68	44	7	—	—
7.	90	78	56	16	—	—
8.	92	86	70	33	—	—
9.	92	88	76	45	—	—
10.	92	88	76	57	1	2
11.	92	90	78	63	3	2
12.	92	90	78	66	4	2
13.	92	92	80	67	8	4
14.	92	94	82	67	8	5
15.	92	94	82	67	8	5
16.	92	94	82	68	9	7
17.	92	94	82	68	10	8
18.	92	94	82	68	10	9
24.	92	94	82	68	13	11
25. I. 10.	92	94	82	68	16	11

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 3. XII. 09.—25. I. 10. mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten; I mit je 50 Scheiben- und Randfrüchten, II mit 200 Scheiben- und je 100 Randfrüchten.

Bei Keimversuchen mit Knopscher Nährlösung war eine fördernde Wirkung auf die Keimung deutlich zu erkennen, aber das Keimverhältnis der dreierlei Früchte stimmte mit dem des zuerst mitgeteilten Versuches auch hier wieder überein und zwar sowohl nach vorheriger Behandlung mit HNO_3 als auch ohne diese. Die Keimung der Randfrüchte erfolgte aber in Knopscher Nährlösung und nach einstündiger Behandlung mit 0,3 Mol HNO_3-Lösung in der hohen Temperatur von 27—30° C., worüber die Tabelle 10 näheren Aufschluß gibt. Der Versuch von Tabelle 10, I ist mit

100 Scheibenfrüchten und je 50 runzeligen und glatten Randfrüchten, der von Tabelle 10, II mit 200 Scheiben- und je 100 runzeligen und glatten Randfrüchten ausgeführt.

Die Früchte des Versuches von Tabelle 10, II sind $^1/_2$ Stunde bei 40° C. trocken vorgewärmt worden, haben dann 1 Stunde in 0,3 Mol HNO_3-Lösung gelegen und sind darauf unter der Wasserleitung hinreichend abgewaschen worden.

Beginn des Versuches am 10. XII. 1909. Material von Haage & Schmidt.

Auch dieser Versuch zeigt wieder die verzögernde Wirkung der Salpetersäure und zwar auf die Scheibenfrüchte weniger als auf die Randfrüchte. (Vergl. Kurventafel III.)

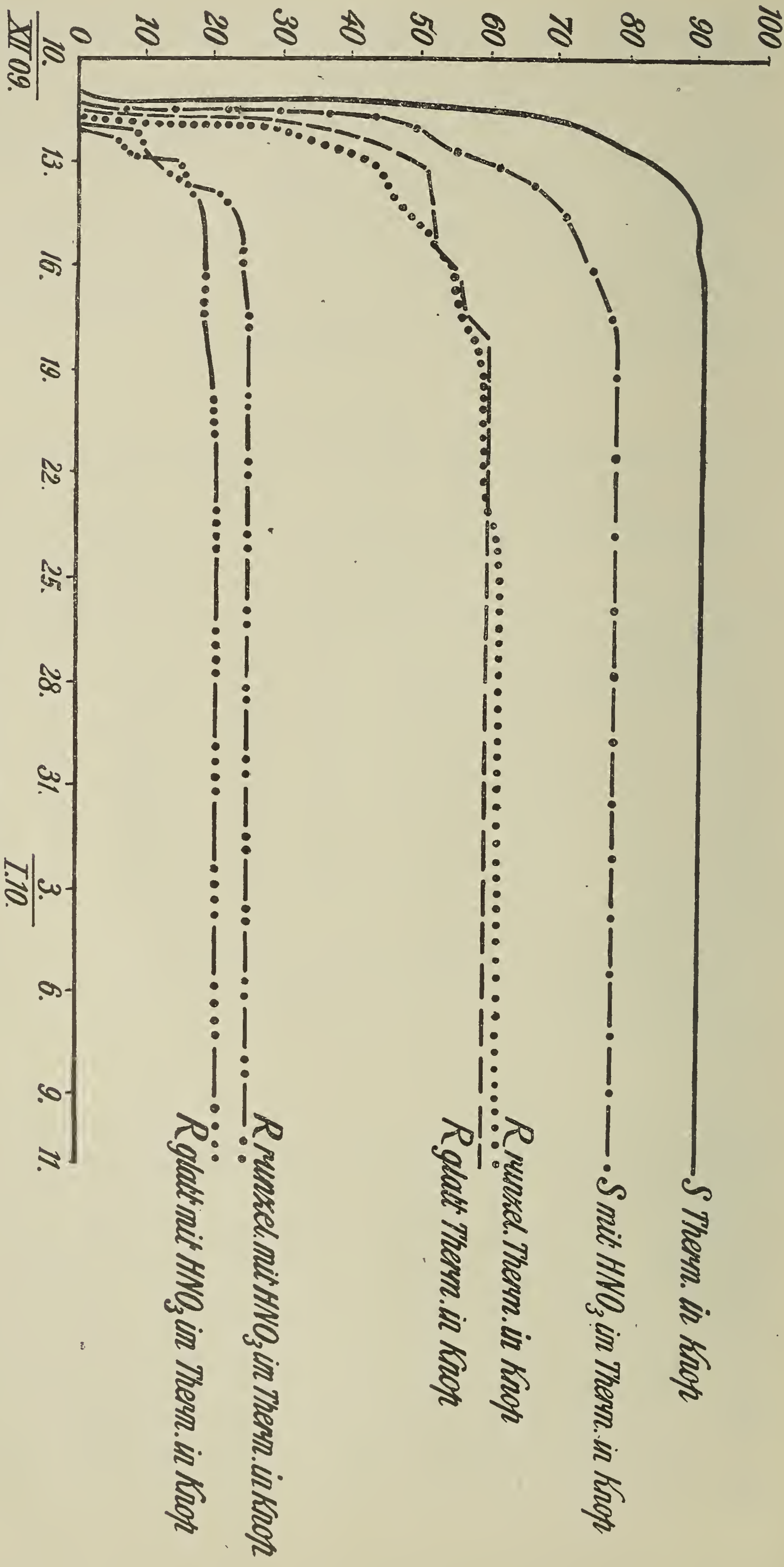
Tabelle 10.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Thermostaten in Knopscher Nährlösung						Temperatur im Thermostaten in C.
	I. ohne HNO_3-Behdlg.			II. mit HNO_3-Behdlg.			
	S	R runzelig	S glatt	S	R runzelig	S glatt	
11. XII. 1909	—	—	—	—	—	—	27°
12. 11$^1/_2$ Uhr vorm.	75	30	34	49	8	6	28°
12. 7$^1/_2$ Uhr nachm.	79	32	44	53	10	9	30°
13.	84	38	50	62	11	14	32°
14.	89	46	52	70	21	17	22°
15.	89	52	52	72	24	18	28°
16.	91	56	56	75	24	18	26,5°
17.	91	56	56	77	25	18	23°
18.	91	58	60	78	25	18	28°
19.	91	60	60	78	25	20	29,5°
24.	91	62	60	78	25	21	30,5°
11. I. 1910	92	62	60	78	25	21	32°

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 10. XII. 09—11. I. 10. mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.
I mit 100 Scheiben- und je 50 Randfrüchten, II mit 200 Scheiben und je 100 Randfrüchten.

An dieser Stelle möchte ich noch den Einfluß des Alters der Früchte auf ihre Keimungsenergie und Keimkraft erörtern. Es begannen nämlich die Scheiben- wie die Randfrüchte, die vom Jahre 1904 aus dem botanischen Garten zu Leipzig stammten und am 22. I. 1910 ausgesät wurden, einmal zwei Tage später zu keimen als Früchte aus dem Jahre 1909 (vergl. hierzu Tabelle 8, I), ferner von zwei angesetzten Versuchen bei dem einen die Randfrüchte schneller als die Scheibenfrüchte (S : R = 7 : 13 $^0/_0$ [drei Tage nach der Aussaat], 19 : 28 $^0/_0$ [tags darauf], 57 : 55 $^0/_0$ [acht Tage nach der Aussaat]), bei dem anderen die Scheibenfrüchte rascher als die Randfrüchte (S : R = 14 : 6 $^0/_0$ [nach drei], 22 : 19 $^0/_0$ [nach vier], 56 : 42 $^0/_0$ [nach acht Tagen seit Beginn des Versuches]).

Das Endresultat beim ersten Versuch war: S : R = 67 : 66 $^0/_0$, beim zweiten = 62 : 61 $^0/_0$, ein Ergebnis, aus dem im Vergleich



Kurventafel III.

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 10. XII. 09.—11. I. 10. mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.
(Näheres siehe Text und Tabelle 10.)

zu den in Tabelle 8, I mitgeteilen Zahlen zu schließen ist, daß einerseits die Keimungsenergie und Keimkraft mit zunehmendem Alter der Früchte nachlassen, andererseits aber, daß die Randfrüchte länger keimfähig bleiben als die Scheibenfrüchte.

Betrachten wir nun den verschiedenen Einfluß des Sauerstoffs auf die Keimung der Scheiben- und Randfrüchte der *Dim. pluvialis.* Tabelle 11 enthält die Ergebnisse mehrerer Keimversuche im Licht, die ich mit je 100 der beiderlei Früchten in 60, 84 und $100\,^0/_0$ Sauerstoff, sowie als Kontrolle zu diesen in Luft ausgeführt habe. Die Früchte wurden vor der Aussaat $^1/_2$ Stunde sterilisiert; Material aus dem botanischen Garten zu Münster, gesammelt am 15. IX. 1910.

Tabelle 11.

Es waren gekeimt am:		in Luft		in $60\,^0/_0$ Sauerstoff		in $84\,^0/_0$ Sauerstoff		in $100\,^0/_0$ Sauerstoff	
		S	R	S	R	S	R	S	R
5. I. 11.	11 Uhr vm.	—	—	—	—	—	—	—	—
5.	11 Uhr nm.	—	—	—	—	—	—	1	—
6.	11 Uhr vm.	4	—	2	—	—	—	6	—
6.	8 Uhr nm.	12	—	8	—	10	3	18	2
7.	10 Uhr vm.	40	1	44	7	36	13	56	9
7.	8 Uhr nm.	64	4	69	17	60	24	77	22
8.	3 Uhr vm.	68	8	71	24	63	31	82	32
8.	$11^1/_2$ Uhr vm.	80	12	84	36	79	44	91	43
8.	$7^1/_2$ Uhr nm.	83	17	91	43	82	50	95	61
9.	$2^1/_2$ Uhr nm.	86	22	92	51	85	61	95	68
10.	$2^1/_2$ Uhr nm.	87	32	95	71	93	77	98	76
11.	$12^1/_2$ Uhr nm.	87	40	97	73	96	79	99	86
12.	10 Uhr vm.	88	42	97	75	96	83	99	90
13.	9 Uhr vm.	88	46	97	76	96	84	99	91
14.	9 Uhr vm.	88	48	97	78	96	86	99	91
15.	11 Uhr vm.	88	50	97	78	96	86	99	91
16.	11 Uhr vm.	88	51	97	78	96	86	99	91

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 4. I.—16. I. 11 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Versuchsbeginn am 4. I. 1911.

Vergleichen wir in dieser Tabelle die Anzahl der Keimlinge von den Scheibenfrüchten und Randfrüchten unter sich in Luft mit denen in Sauerstoff, so tritt die fördernde Wirkung des Sauerstoffs offen hervor, ja sie geht sogar in den meisten Fällen Hand in Hand mit zunehmendem Sauerstoffgehalt des Raumes, in dem die Früchte zur Keimung liegen. Sowohl Scheiben- wie Randfrüchte keimen in Sauerstoff rascher wie auch besser als in atmosphärischer Luft, und zwar, was bei dieser Spezies der *Dimorphotheca* charakteristisch für die Keimung in Sauerstoff ist, die Randfrüchte relativ merklich schneller und in viel höherer Prozentzahl als diejenigen in Luftkultur. Während so z. B. das Endergebnis des Keimverhältnisses in Luft von S : R = 88 : 51 beträgt, ist bei der Keimung in reinem Sauerstoff das Keimverhältnis auf 99 : 91 erhöht worden, eine Zunahme an Keimprozenten, wie sie bei *Dim. hybrida* erst durch Entfernung der Fruchtschale erreicht wurde. Mehrfache Wiederholungsversuche bestätigten diese Wirkung des Sauerstoffes in derselben Weise immer wieder.

Treten wir jetzt der Frage näher, ob der fördernde Einfluß des Sauerstoffs auf die Keimung darauf beruht, wie W. Crocker es annimmt, daß die Früchte in größerer Sauerstoffmenge, als in der Luft vorhanden ist, schneller atmen und infolgedessen rascher und besser keimen, oder aber der Sauerstoff ein Reizmittel ist, das die genannte Wirkung zur Folge hat.

Schon Alfred Fischer (p. 108 und ff.) suchte nachzuweisen, daß bei Wasserpflanzen (besonders bei *Sagittaria*) eine gesteigerte Keimung auf einen Reiz zurückzuführen sei, den die H- und OH-Ionen von Säuren und Basen durch Ionisierung auf das ruhende Protoplasma, das man als nichtionisiert ansehen könne, ausübten. Säuren und Basen sollen nach ihm nicht auf die Fruchtschale einwirken, da diese für Wasser sowohl wie für alle sich darin befindlichen Lösungen permeabel sei.

Diese Ansicht Fischers hat W. Crocker (II, p. 376) dadurch zu widerlegen versucht, daß er nachwies, daß Wasserpflanzen gleichgut keimen, wenn sie nur den richtigen Lebensbedingungen unterworfen würden. Ein fördernder Einfluß von H- und OH-Ionen auf die Keimung könne nur dadurch auftreten, daß Säuren und Basen die Samenschale für Wasser und Sauerstoff permeabler machen. Nach W. Crocker (I, p. 265—291) soll die Keimung von gewissen Samen insoweit von einem Einfluß des Sauerstoffs abhängen, als eine schnellere Keimung bei größerem Sauerstoffzutritt deshalb erfolgt, weil in diesem Falle der Gasaustausch von O_2 und CO_2 bei der Atmung rascher vor sich gehe. Nach meinen Keimresultaten ist indessen die gesteigerte Keimung in Sauerstoff auf eine chemische Wirkung des letzteren zurückzuführen, den dieser auf das Protoplasma der Embryozellen ausübt. Denn würde die durch Sauerstoff hervorgerufene Keimbeschleunigung auf einem Reiz desselben beruhen, so müßte, wenn man die Keimung in Sauerstoff nach gewissen Zeitabschnitten unterbräche und die Keimung dann in Luft weiterführte, etwa dasselbe Ergebnis in der Anzahl der gekeimten Früchte am Anfang und Schluß eines Keimversuches sich herausstellen, als wenn man die Früchte während der ganzen Versuchsdauer in Sauerstoff keimen ließe. Die Resultate zweier zu diesem Zwecke vorgenommenen Versuche liegen uns in Tabelle 12 vor.

Es wurden je 100 Scheiben- und je 66 Randfrüchte 24 Stunden in Wasser gelegt, darauf zweimal 5 Minuten lang injiziert und ausgesät. Die Früchte der Tabelle 12, I keimten in Luft, die der Tabelle 12, 2 lagen nach der Aussaat 15 Stunden und die von 12, III 30 Stunden in reinem Sauerstoff. Nach den genannten Zeiten wurde das Gas in den die Früchte einschließenden Glaszilindern durch Luft ersetzt.

Material aus dem bot. Garten zu Münster, gesammelt am 15. IX. 1910. Versuchsbeginn am 10. I. 1911.

Der Keimverlauf der Scheiben- wie der Randfrüchte, die in Luft keimen, ist, abgesehen von wenigen Abweichungen bei dem der Randfrüchte, fast derselbe wie derer, auf die der reine Sauerstoff 15 Stunden eingewirkt hat. Erst eine dreißigstündige Einwirkung von reinem Sauerstoff begünstigt die Keimung, und zwar auch wieder die der Randfrüchte relativ mehr als die der Scheibenfrüchte, indessen wird von den Randfrüchten die Höhe des Keimprozentes, wie sie die ständige Keimung in reinem Sauerstoff erzielte, bei einer Einwirkung des reinen Sauerstoffs von nur 30 Stunden nicht erreicht. Sahen wir doch, daß bei Keimung in 100 $^0/_0$ Sauerstoff (vergl. Tabelle 11) das Schlußkeimverhältnis der Scheibenfrüchte zu den Randfrüchten = 99 : 91 war, während dasselbe nach 30stündiger Einwirkung von reinem Sauerstoff 99 zu nur 62 (vergl. Tabelle 12, III) beträgt.

Tabelle 12.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	I in Luft		II 15 Stunden in 100 $^0/_0$ Sauerst.		III 30 Stunden in 100 $^0/_0$ Sauerst.	
	S	R	S	R	S	R
10. I. 11	—	—	—	—	—	—
11. $8^1/_2$ Uhr vorm.	2	—	1	—	2	—
12. $9^1/_2$ „ „	43	2	36	3	71	8
12. 5 „ nachm.	62	2	64	3	92	12
12. $11^1/_2$ „ „	74	2	76	6	96	14
13.	82	5	83	8	96	24
14.	86	9	86	17	97	33
15.	90	18	93	20	97	41
16.	91	27	95	24	97	45
17.	—	30	—	27	97	45
18.	—	32	—	27	97	47
19.	—	33	—	30	97	—
24.	97	41	100	33	98	62

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 10. I. bis 24. 1. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und je 66 Rand- (R) Früchten.

Es geht hieraus hervor, daß zwar erst durch ein längeres Verweilen von Früchten in Sauerstoff eine merkliche Keimbeschleunigung und ein hohes Keimprozent erzielt wird, daß aber eine einmalige Einwirkung des Gases von mehreren Stunden genügt, um die latente Keimungsenergie und Keimkraft von Früchten in erheblichem Maße anzuregen.

Von Interesse ist nun die weitere Frage, ob der Sauerstoff auf von ihrer Fruchtschale befreite Früchte denselben Einfluß ausübt, oder ob er vielleicht in diesem Falle den bisher bei der Keimung der verschiedenerlei Früchte immer noch auftretenden Unterschied ausgleicht.

Sämtliche in dieser Hinsicht angesetzten Versuche fielen eindeutig aus, ergaben aber ganz andere Resultate, als man hätte erwarten sollen.

Tabelle 13 gibt uns über den Verlauf der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte der *Dimorphotheca pluvialis*, die nach sehr vorsichtiger Entfernung der Fruchtschale in Luft und in reinem Sauerstoff ausgesät wurden, Aufschluß. Es wurden zum Luftversuch 83 Scheiben- und 50 Randfrüchte, zum Sauerstoffversuche 100 Scheiben- und 60 Randfrüchte verwandt, die vor der Schälung 12 Stunden in Wasser gelegen hatten. Material vom 29. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 21. XII. 1910.

Ein Vergleich der gekeimten Samen der Scheiben und Randfrüchte untereinander läßt deutlich die anfängliche Verzögerung der Keimung in Sauerstoff erkennen, die erst nach einiger Zeit aufhört, so daß zum Schluß die beiderlei Samen der Sauerstoffkultur die anderen der Luftkultur einholen und wie diese zu 100 $^0/_0$ keimen. Ferner aber bleiben die Randfrüchte, die von der Fruchtschale umgeben in Sauerstoff relativ schneller und besser im Vergleich zu anderen in Luft keimen, ohne Fruchtschale sogar relativ zurück; sie keimen, wenn auch nicht schlechter, so doch langsamer.

Tabelle 13.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	I in Luft		II in 100 $^0/_0$ Sauerstoff	
	S	R	S	R
21. XII. 10	—	—	—	—
22. 10 Uhr vorm.	5	2	2	—
22. 5 „ nachm.	46	8	33	3
22. $7^1/_2$ „ „	65	12	53	5
23. 1 „ vorm.	78	30	74	18
23. 10 „ „	87	50	88	30
23. 6 „ nachm.	93	76	98	72
23. 12 „ „	94	86	100	85
24. 11 „ vorm.	100	90	100	92
27.	100	100	100	100

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 21. XII. bis 27. XII. 1910 mit von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten. I mit 83 Scheiben- und 50 Randfrüchten. II mit 100 Scheiben- und 60 Randfrüchten.

Dieselben Resultate ergaben auch andere Versuchsreihen und zwar fast prozentualiter mit steigendem oder fallendem Sauerstoffgehalt, wozu die Tabelle 14 als Beweis dienen möge. Die Versuche zu der Tabelle wurden mit je 100 Samen von Scheiben- und je 50 von Randfrüchten ausgeführt. Material vom 15. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 2. I. 1911. Die Früchte lagen vor der Entfernung der Fruchtschale und der Aussaat 20 Stunden in Wasser.

Abgesehen von einigen Abweichungen, die bei in solcher verhältnismäßig geringen Anzahl zur Keimung gebrachten Früchten in der Regel auftreten und innerhalb der Fehlergrenze liegen, kann man die nach Prozenten steigende bezw. fallende Keimung in dieser Tabelle 14 vom 4. bis 6. I. gut verfolgen; so ist z. B. am 4. I. 5 Uhr nachmittags das Keimverhältnis der S : R = 39 : 12 = 29 : 8 = 17 : 4 = 15 : 6, am 5. I. 10½ Uhr nachmittags S : R = 87 : 68 = 85 : 60 = 72 : 62 = 67 : 58, und am 6. I. 10½ Uhr vormittags S : R = 91 : 74 = 86 : 66 = 82 : 70 = 83 : 66, bei den Samen in Luft = in 60 % = in 84 % = in 100 % Sauerstoff.

Wenden wir uns hierauf der Frage zu, ob die Keimung der von der Fruchtschale befreiten Früchte in Sauerstoff immer mit einer Verzögerung verbunden ist, oder ob der Keimverlauf ein anderer wird, wenn die Samen nur kürzere Zeit sich in einem mit Sauerstoff gefüllten Raum, danach aber wieder in einem solchen mit atmosphärischer Luft befinden. Die Resultate der zur Lösung dieser Frage angesetzten Versuche ergaben, daß eine kurze, etwa bis zehnstündige Einwirkung des Sauerstoffs die Keimung der zweierlei Samen begünstigt, und zwar die der Randfrüchte relativ mehr als die der Scheibenfrüchte. Setzt man indessen die Samen dem Sauerstoff längere Zeit aus, so z. B. etwa 13, 20 oder 24 Stunden, dann wird die Keimung wieder verzögert. Erst nachdem in letzterem Falle die Früchte eine Zeit lang in Luft gelegen und sich gewissermaßen von dem schädlichen Einfluß des Sauerstoffs wieder erholt haben, keimten sie plötzlich schneller und überholten dann sogar teilweise die von Beginn des Keimungsversuches an in Luft gelegenen.

Tabelle 14.

Es waren gekeimt in % am:	in Luft		in 60 % Sauerstoff		in 84 % Sauerstoff		in 100 % Sauerstoff	
	S	R	S	R	S	R	S	R
2. I. 11	—	—	—	—	—	—	—	—
3. 10 U. vorm.	—	—	1	—	—	—	—	—
3. 10 U. nchm.	2	2	4	—	4	—	—	—
4. 10 U. vorm.	6	2	14	4	7	2	4	—
4. 5 U. nchm.	39	12	29	8	17	4	15	6
4. 11½ U. „	56	28	48	20	35	20	27	16
5. 10½ U. vorm.	75	48	59	28	49	36	43	34
5. 10½ U. nchm.	87	68	85	60	72	62	67	58
6. 10½ U. vorm.	91	74	86	66	82	70	83	66
7.	97	82	94	84	95	92	91	86
8.	98	90	97	92	96	96	94	86
9.	98	90	100	96	97	96	97	86
10.	98	90	100	96	97	96	99	89
11.	98	90	100	96	97	96	99	89

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 2. I. bis 11. I. 1911 mit von der Fruchtschale befreiten je 100 Scheiben- (S) und je 50 Rand- (R) Früchten.

Die Tabellen 15 und 16 veranschaulichen dieses näher. Der durch Tabelle 15 wiedergegebene Keimversuch wurde mit je 60, der durch Tabelle 16 mit je 45 von der Fruchtschale sehr vorsichtig befreiten Scheiben- und Randfrüchten, die vor der Schälung 24 Stunden in Wasser gelegen hatten, ausgeführt. Die Samen für Tabelle 15, II befanden sich 10 Stunden, die für 15, III 20 Stunden, für 16, II 13 und für 16, III 24 Stunden nach der Aussaat in reinem Sauerstoff, nach den genannten Zeiten in atmosphärischer Luft.

Material vom 12. IX. 1910 für Tabelle 15, vom 19. IX. 1910 für Tabelle 16 aus dem bot. Garten zu Münster. Beginn der Versuche der Tabelle 15 am 18. I. 1911, der Tabelle 16 am 11. II. 1911.

Tabelle 15.

Es waren gekeimt in % am:	I in Luft		II 10 Stunden in 100 % Sauerstoff		III 20 Stunden in 100 % Sauerstoff	
	S	R	S	R	S	R
18. I. 11	—	—	—	—	—	—
19. 10 Uhr vorm.	2	—	3	—	2	2
19. 5 „ nchm.	24	—	27	8	7	2
20. 1 „ vorm.	50	10	67	40	32	7
20. 9½ U. vorm.	62	18	75	65	43	28
20. 4½ „ nchm.	78	37	80	75	78	57
21. 9 Uhr vorm.	93	63	92	88	97	88
21. 5 „ nchm.	97	78	95	93	98	93
24. 11 „ vorm.	100	95	99	97	100	98

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 18. I. bis 24. I. 1911 mit je 60 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Tabelle 16.

Es waren gekeimt in % am:	I in Luft		II 13 Stunden in 100 % Sauerstoff		III 24 Stunden in 100 % Sauerstoff	
	S	R	S	R	S	R
11. II. 11	—	—	—	—	—	—
12. 3 Uhr nchm.	16	4	11	—	2	—
12. 12 „ „	62	47	58	18	38	22
13. 8 „ vorm.	76	53	75	38	62	53
13. 2 „ nchm.	82	62	80	53	71	62
13. 8 „ „	91	69	84	67	84	78
14. 9 „ vorm.	96	73	93	73	91	91
15.	100	78	100	80	98	93
16.	100	80	100	84	98	98
17.	100	89	100	89	100	100
18.	100	89	100	89	100	100
19.	100	93	100	93	100	100
20.	100	98	100	98	100	100
21.	100	98	100	98	100	100
23.	100	98	100	100	100	100

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 11. II. bis 23. II. 1911 mit je 45 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Aus einem Vergleich der Tabelle 15, II und III mit 15, I geht der begünstigende Einfluß der nur zehnstündigen, aber der hier zwar nur bei den Scheibenfrüchten eintretende verzögernde der 20stündigen Sauerstoffeinwirkung gegenüber den Ergebnissen der Luftkultur hervor. Tabelle 16, II und III verglichen mit Tabelle 16, I zeigt uns die anfängliche nachteilige Keimung der 13- und 24stündigen Sauerstoffeinwirkung gegenüber dem Resultat der Luftkeimung in Tabelle 16, I.

Als wichtiges Ergebnis sei hier noch einmal betont, was sich aus den mit geschälten Früchten ausgeführten Keimversuchen in Sauerstoff ergeben hat, daß nämlich eine kurze Einwirkung des Sauerstoffs auf die Samen genügt, um dieselben zur schnelleren Keimung anzuregen, als solche bei alleinigem Verweilen derselben in Luft erfolgt, eine Tatsache, die offenbar auf eine einfache Reizwirkung des Gases zurückzuführen ist.

Tabelle 17.

Es waren gekeimt am:	I in Luft		II in 25 % H		III in 50 % H		IV in 75 % H		V in 100 % H	
	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R
24. III. 11 9 Uhr vorm.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
24. 7 „ nachm.	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25. 9 „ vorm.	17	1	—	—	4	—	—	—	—	—
25. 7 „ nachm.	29	12	9	—	8	—	1	—	—	—
26. 11 „ vorm.	59	12	21	11	20	—	3	—	—	—
26. 7 „ nachm.	65	12	47	13	25	—	3	—	—	—
27. 9 „ vorm.	84	17	57	19	33	—	3	—	—	—
28.	92	27	72	23	48	—	5	—	—	—
29.	95	34	77	24	51	—	5	—	—	—
30.	95	41	79	28	52	—	7	—	—	—
31.	95	45	81	28	52	—	7	—	—	—
1. IV.	95	48	81	29	52	—	7	—	—	—
8.	95	59	81	29	52	—	7	—	—	—
in Luft gebracht										
10.	95	59	81	29	52	—	7	—	—	—
11.	95	59	81	29	52	—	13	—	—	—
13.	95	59	85	29	57	—	37	1	4	—
14.	95	60	85	29	57	—	47	4	5	—
19.	95	60	85	31	61	4	53	4	10	—
25.	95	60	85	31	64	8	53	4	12	—

Dimorphotheca pluvialis. Keimversuch vom 23. III. bis 25. IV. 1911 mit je 75 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchte.

Entgegengesetzte Resultate, wie aus Keimungen der intakten Früchte in Sauerstoff hervorgegangen waren, erhielt ich aus Keimkulturen in Wasserstoff. Bei den vollkommen eindeutig ausfallenden Versuchen zeigte sich einmal eine allgemeine Verzögerung in der Keimung sowohl der Scheiben- wie der Randfrüchte, die auch hier fast gleichmäßig mit steigendem Wasserstoffgehalt des Keimmediums zunimmt und schließlich bei Keimung in reinem Wasserstoff zur völligen Keimungshemmung führt, ferner bei den Randfrüchten eine relativ größere Verlangsamung in der Keimung und drittens eine Herabsetzung der Prozentzahl der Keimlinge.

Tabelle 17 enthält das Ergebnis von fünf zu gleicher Zeit angesetzten Keimversuchen. Ich legte je 75 Scheiben- und Randfrüchte in 30, 60, 80, 100 % Wasserstoff und als Kontrolle dazu ebensoviele in Luft zur Keimung aus nach vorheriger ½ stündiger Sterilisierung.

Material vom 8. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 23. III. 1911.

Die Scheibenfrüchte beginnen schon in 25 % Wasserstoff zwei Tage später als in Luft zu keimen, die Randfrüchte in 25 % H wiederum zwei Tage später als gleiche in Luft. In 50 % H stellen die Randfrüchte ihre Keimung ein, während die Keimungshemmung bei Scheibenfrüchten erst in 100 % H eintritt. Bei einem anderen Versuche waren in 90 % Wasserstoff innerhalb 17 Tagen noch 9 % von den Scheibenfrüchten gekeimt. Eine wie geringe Menge Wasserstoff nur an Stelle von Luft zu treten braucht, um eine Keimverzögerung zu verursachen, beweisen die Resultate einiger Versuche, wo die Prozentzahl von 60 bei Scheiben- und 6 bei Randfrüchten (bei Keimung in 10 % H) auf 48 bei Scheiben- und 4 bei Randfrüchten (bei Keimung in 20 % H) am zweiten Tage nach der Aussaat vermindert wurde, und die Anzahl der Keimlinge am dritten Tage nach der Aussaat von 90 : 14 % (= S : R in 10 % H), auf 70 : 8 % (= S : R in 20 % H), auf 66 : 6 % (= S : R in 30 % H) und auf 52 : 8 % (= S : R in 40 % H) herabgesetzt wurde.

Was dann weiter die Höhe der Keimprozente am Schluß der Keimung anbelangt, so fallen dieselben bei den Scheibenfrüchten von 95 in Luftkultur auf 81 in 25 % H, auf 52 in 50 % H, auf 7 in 75 % H und auf 0 in 100 % H; bei den Randfrüchten von 59 in Luft auf 29 in 25 % H und auf 0 in 50 % H. In einem Falle waren in 40 % H von den Randfrüchten noch 24 gekeimt.

Aus vorhergehendem ergibt sich, daß Scheiben- wie Randfrüchte in Wasserstoff langsamer und schlechter (in niedriger Prozentzahl) keimen, und zwar kommt die schädliche Wirkung des Wasserstoffs bei den Randfrüchten relativ mehr zur Geltung als bei den Scheibenfrüchten, infolgedessen wird der Unterschied in der Keimung der beiderlei Früchte auch durch Einwirkung von Wasserstoff nicht nur nicht ausgeglichen, sondern vielmehr größer.

Bei der durch Wasserstoff erfolgten vollkommenen Keimhemmung der Früchte könnte man der Ansicht sein, daß letztere bei längerem Verweilen in Wasserstoff ihre Keimkraft verlören. Das ist jedoch nur in geringem Maße der Fall. So ließ ich Früchte, die in 12—100 % H innerhalb gewisser Zeit nicht gekeimt waren, in Luft weiter zur Keimung liegen, und es dauerte meist nur kurze Zeit, dann begannen auch diese in Wasserstoff nicht gekeimten zu keimen, allerdings meist in umso geringerer Prozentzahl, in je höherem Wasserstoffgehalt sie vorher sich befunden hatten. Diejenigen Randfrüchte, die in 100 % H längere Zeit gelegen hatten, konnten jedoch nicht mehr zur Keimung gebracht werden. Sie hatten augenscheinlich ihre Keimungsenergie und Keimkraft ganz eingebüßt. Bei allen in Tabelle 17 dargestellten Versuchen ist der Wasserstoff am 8. IV. durch Luft ersetzt, und die in der Tabelle angeführten Zahlen zeigen an, wie die Früchte vom 8. IV. ab teilweise weiterkeimen, bezw. zu keimen beginnen. Die Höchstzahl der Keimprozente, die bei Wasserstoffversuchen erreicht wurde, betrug bei S : R

= 96 : 32 (in 10% H) = 94 : 40 (in 20% H)
= 81 : 29 (in 25% H) = 90 : 14 (in 30% H)
= 84 : 24 (in 40% H) = 52 : 0 (in 50% H)
= 7 : 0 (in 75% H) = 9 : 0 (in 90% H)
= 0 : 0 (in 100% H).

Der Kontrollversuch zu diesen in Luft lieferte S : R = 95 : 59%. Durch Weiterkeimung in Luft wurden innerhalb 17 Tagen die genannten Prozente der Wasserstoffversuche erhöht auf S : R:

= 96 : 50 (in 10% H) = 94 : 48 (in 20% H)
= 85 : 31 (in 25% H) = 96 : 28 (in 30% H)
= 98 : 58 (in 40% H) = 64 : 8 (in 60% H)
= 53 : 4 (in 75% H) = 27 : 0 (in 90% H)
= 12 : 0 (in 100% H).

Das Keimprozent des Kontrollversuchs in Luft war in derselben Zeit auf nur 95 : 60 = S : R gestiegen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die Scheibenfrüchte keimen schneller und besser (in höherer Prozentzahl) als die Randfrüchte, von den beiden etwas verschieden gestalteten Randfrüchten die runzeligen wieder schneller und besser als die glatten.

2. Der Keimverlauf der Scheibenfrüchte im Licht ist derselbe wie der im Dunkeln, zum Schluß erst keimen diese Früchte im Dunkeln etwas schlechter als solche im Licht; die Keimung der Randfrüchte verläuft im Dunkeln anfangs rascher als im Licht, zum Schluß bei den runzeligen im Licht und im Dunkeln gleich, bei den glatten im Dunkeln etwas besser als im Licht.

3. Die Keimung in erhöhter Temperatur (im Thermostaten) erfolgt rascher bei Scheiben- wie bei Randfrüchten, jedoch kaum besser.

4. Durch Vorbehandlung mit 0,3 Mol HNO_3 wird in erhöhter Temperatur (im Thermostaten) die Keimung der Scheibenfrüchte verzögert, die der Randfrüchte sogar ganz gehemmt.

5. Knopsche Lösung wirkt beschleunigend auf Scheiben- und Randfrüchte, hebt auch die hemmende Wirkung der 0,3 Mol HNO_3 bei den Randfrüchten fast auf.

6. Die Keimkraft der Früchte nimmt bei zunehmendem Alter derselben ab, doch halten sich die Randfrüchte länger gut als die Scheibenfrüchte.

7. In Sauerstoff keimen die völlig intakten Scheiben- wie Randfrüchte schneller und besser als in Luft, und zwar wirkt der Sauerstoff auf die Randfrüchte wieder relativ fördernder ein als auf die Scheibenfrüchte.

8. Kürzere (etwa fünfzehnstündige) Einwirkung des Sauerstoffs auf völlig intakte keimende Früchte ist ohne merklichen Einfluß. Erst längeres (etwa dreißigstündiges) Verweilen in reinem Sauerstoff beschleunigt die weitere Keimung in Luft, die der Randfrüchte relativ mehr als die der Scheibenfrüchte, erhöht jedoch nicht das Schlußkeimprozent.

9. Die Keimung der von der Fruchtschale befreiten Früchte wird durch ständige Einwirkung des Sauerstoffs während der ganzen Keimdauer verzögert, die der Randfrüchte relativ mehr als die der Scheibenfrüchte.

10. Kurze (bis etwa zehnstündige) Einwirkung von reinem Sauerstoff auf von der Fruchtschale befreite Früchte kann von beschleunigendem Einfluß auf die Keimung sein, längere (schon von 13 Stunden ab) verlangsamt indessen stets die Keimung, die der Randfrüchte zum Teil mehr als die der Scheibenfrüchte.

11. In Wasserstoff keimen die intakten Früchte langsamer und schlechter, die Randfrüchte wieder relativ mehr als die Scheibenfrüchte; ferner wirkt der Wasserstoff so, daß die Randfrüchte schon in 50 %, die Scheibenfrüchte dagegen erst in 100 % Wasserstoff nicht mehr keimen.

Gutierrezia Lag. (**Astereae-Solidagininae** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 148).

Gutierrezia gymnospermoides.

Früchte derselben sehr klein, 1—1½ mm lang. Scheibenfrüchte flach und schwertförmig, 2—3 mal länger als breit, mit zarten Längsrippen versehen, Oberfläche fein behaart, dunkles Aussehen; an beiden Seitenrändern entlang läuft ein schmaler, trocken-häutiger Flugsaum. Pappus ein zerschlitzter Ring. Randfrüchte nierenförmig und kleiner als die Scheibenfrüchte, Oberfläche kahl und glatt; kein Pappus. Fruchtschale hell.

Das Ergebnis eines am 9. IV. 1910 im Licht mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten von Material aus dem bot. Garten zu Madrid angesetzten Keimversuches war folgendes:

Am 10. IV. keimten von den Scheibenfrüchten bereits 24, von den Randfrüchten indessen keine. Das Keimverhältnis stieg dann bis zum 12. IV. auf S : R = 47 : 6, am 13. IV. war dasselbe = 67 : 35, am 14. IV. = 77 : 62, am 15. IV. = 83 : 77, am 18. IV. = 89 : 85, am 9. V. = 93 : 92; so blieb es bestehen bis zum 13. VIII., wo der Versuch abgebrochen wurde.

Die Scheibenfrüchte keimen demnach viel schneller als die Randfrüchte, aber die letzteren holen nach längerer Keimdauer die ersteren fast wieder ein.

Heterotheca Cass. (**Astereae-Solidagininae** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 149).

Heterotheca Lamarckii.

Zweierlei Achänien. Scheibenfrüchte 2—3 mm lang, keulenförmig; Pappus aus einer Reihe elliptisch angeordneter feiner Borsten.

Randfrüchte 2 mm lang wie breit, besitzen etwa die Form eines sphärischen Dreikants. Pappus fehlt. Fruchtschale beider Fruchtformen braun.

Wegen Mangels an Material konnte nur ein Keimversuch ausgeführt werden, der aber den Keimverlauf deutlich zu erkennen gab. Es wurden je 100 Scheiben- und Randfrüchte im Licht am 9. IV. 1910 ausgesät.

Material aus dem bot. Garten zu Madrid.

Die flachen Scheibenfrüchte keimten schon am zweiten Tage nach der Aussaat zu 8%, und es stieg die Anzahl ihrer Keimlinge bis zum siebenten Tage nach der Aussaat auf 41%.

Hiermit hörte die Keimung dieser Früchte gänzlich auf. Erst am neunten Tage nach dem Versuchsbeginn, d. h. am 19. IV., fingen auch die Randfrüchte mit 5% zu keimen an, keimten gleichmäßig langsam weiter, und es waren am 12. V. von ihnen 25 Keimlinge vorhanden. Als am 19. X. 1910 der Keimversuch abgebrochen wurde, war das Keimverhältnis der S : R = 41 : 25.

Keimresultat.

Die Scheibenfrüchte keimen im Licht schneller und besser als die Randfrüchte.

Charieis Cass. (**Astereae-Asterinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 159).

Charieis heterophylla Cass.

Scheibenfrüchte dunkel gefärbt und mit haarförmigem Pappus, Randfrüchte ohne denselben und hell. Beide Früchte etwa 3 mm lang, flach eiförmig gestaltet, Oberfläche fein behaart.

Mit je 50 dieser beiden sich äußerlich sonst sehr ähnlichen Fruchtformen wurde am 23. IV. 1910 ein Keimversuch im Licht angesetzt, nachdem sie zuvor ½ Stunde sterilisiert worden waren.

Material aus dem bot. Garten zu Lüttich.

Das Keimergebnis war bei ziemlich guter Keimung der zweierlei Früchte ein fast völlig übereinstimmender Keimverlauf derselben. Beide Früchte keimten nämlich gleichschnell.

(Keimverhältnis am 27. IV. 1910 der S : R = [8] : [8][1]), am 28. IV. = [13] : [13], am 29. IV. = [24] : [23] und so fort und gleich gut.)

(Keimverhältnis am 10. V. 1910 der S : R = [33] : [34], am 20. V. = [35] : [35] und bei Abbruch des Versuches am 13. VIII. 1910 = [35] : [35].)

Podolepis Labill. (**Inuleae-Athrixinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 199).

Podolepis canescens A. Cunn.

Scheiben- und Randfrüchte äußerlich ziemlich ähnlich; 2—3 mm lang, flach. Kanten der dunkelbraunen Fruchtschale abgerundet.

---

[1]) Die in eckigen Klammern stehenden Zahlen sind absolute Keimzahlen.

Auffälliger Unterschied nur darin, daß bei den Randfrüchten ein den Scheibenfrüchten zukommender Pappus nicht vorhanden ist.

Nach dem Resultat eines am 11. IV. 1910 im Licht mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten von Material aus dem bot. Garten zu Bremen ausgeführten Keimversuches keimen die Scheibenfrüchte im Licht schneller und in höherer Prozentzahl als die Randfrüchte.

Das Keimverhältnis von Scheiben- zu Randfrucht war

am 13. IV. = 1 : 0,
„ 15. IV. = 21 : 11,
„ 17. IV. = 33 : 17,
„ 19. IV. = 39 : 25,
„ 22. IV. = 46 : 34,
„ 6. V. = 59 : 44

und bei Abbruch des Versuches am 13. VIII. auch = 59 : 44.

Buphthalmum L. (**Inuleae-Buphthalminae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 209).

Buphthalmum salicifolium L.

Diese Komposite hat ebenfalls zwei verschiedenartige Fruchtformen aufzuweisen. Die 2—3 mm langen Scheibenfrüchte sind stumpf vierkantig, zilindrisch geformt und laufen nach der Mikropyle hin spitz zu. Nach Hoffmann „besteht der Pappus aus Schuppen, die zu einem zerschlitzten Krönchen verwachsen sind“.

Die Randfrüchte sind etwa 1 mm länger und viel dicker als die Scheibenfrüchte und scharf dreikantig, indem die drei Kanten der Fruchtschale zu je einem schmalen Flugrand erweitert sind.

Mit den Früchten wurden Licht- und Dunkelkulturen angesetzt.

Das Keimresultat zweier Versuche bringt Tabelle 18 zur Anschauung.

Es waren hierzu je 100 Scheiben- und Randfrüchte, die eine Stunde lang sterilisiert worden waren, verwandt worden.

Material aus dem bot. Garten zu Hamburg. Versuchsbeginn am 14. II. 1910.

Bei ziemlich langsamer Keimung im Licht wie im Dunkeln erfolgt die der Scheibenfrüchte schneller als die der Randfrüchte, ferner die der letzteren im Licht rascher und besser als im Dunkeln, während die Scheibenfrüchte im Licht und Dunkeln anfänglich fast gleichmäßig keimen, nach längerer Keimdauer aber im Licht schließlich auch besser. Das Keimprozent der Randfrüchte steigt sowohl bei Keimung dieser im Licht als auch im Dunkeln nach längerer Keimzeit über das der Scheibenfrüchte hinaus, und zwar bei Keimung im Licht relativ mehr als bei einer solchen im Dunkeln.

Ähnliches Ergebnis erhielt ich auch mit Früchten, die mir Herr Professor Dr. Correns aus dem Schächental in der Schweiz im September 1910 mitgebracht hatte, und von denen ich am 28. III. 1911 im Licht und im Dunkeln je 100 Scheiben und Randfrüchte aussäte. Die Früchte keimten auch sehr langsam, die im

Licht aber viel besser als die im Dunkeln. (Keimverhältnis am 15. VI. 1911 S hell : R hell = 32 : 21 = S dunkel : R dunkel = 6 : 4.)

Zusammenfassung des Keimergebnisses.

1. Die Scheibenfrüchte keimen schneller als die Randfrüchte, letztere nach längerer Keimdauer besser.
2. Dunkelheit verzögert die Keimung beider Früchte.

Tabelle 18.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
19. II. 10	—	—	—	—
20.	3	—	3	—
21.	6	1	6	1
22.	8	4	11	1
23.	12	7	15	4
24.	15	10	17	11
25.	18	13	22	14
26.	20	16	23	15
27.	21	22	26	19
28.	25	23	27	21
1. III.	26	23	29	22
2.	29	27	31	26
3.	31	30	33	30
4.	31	36	34	31
5.	32	36	34	31
6.	34	38	35	33
7.	35	41	36	33
8.	36	44	37	35
9.	37	44	37	36
12.	43	44	38	41
21.	45	48	39	44
4. IV.	46	49	42	47
25.	46	53	43	47
1. VIII.	46	56	43	47
30. I. 11	46	56	43	47

Buphthalmum salicifolium. Keimversuch vom 14. II. 1910 bis 30. I. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Zinnia (Heliantheae-Zinninae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 225.)

Zinnia elegans.

Dreierlei Fruchtformen. Die aus den zwittrigen Röhrenblüten hervorgehenden Scheibenfrüchte sind flach und mit einem schmalen Flugsaum versehen. Oberfläche glatt. (Fig. 3, *A*).

Die Randfrüchte der weiblichen Strahlenblüten sind in der Regel etwas kürzer und schmaler als die Scheibenfrüchte, dreikantig, mit einem meist höckrigen Rücken versehen, umgeben von einem kaum merklichen schmalen Flugrande und von rauher Oberfläche. (Fig. 3, *B.*) Außer diesen beiden Früchten kommt auch noch eine Übergangsform vor, die wie die Scheibenfrüchte flach ist, über deren Mitte aber ein scharfkantiger Rücken läuft wie etwa bei den

Randfrüchten. Zudem ist bei diesen Früchten die zungenförmige Blumenkrone in Form einer kurzen Röhre bei der Reife stehen geblieben. Ein Pappus fehlt allen drei Fruchtformen.

Die verschiedene Keimung der dreierlei Früchte ersehen wir aus Tabelle 19. Zu den Licht- und Dunkelversuchen derselben wurden je 100 von den verschiedenartigen Früchten verwandt, die vor der Aussaat 1 Stunde lang in 1 % Kupfersulfatlösung gelegen hatten und darauf hinreichend ausgewaschen worden waren.

Material von Benary. Versuchsbeginn am 11. I. 1910.

Die Keimung erfolgt in der Weise, daß stets die Scheibenfrüchte schneller und besser als die Randfrüchte keimen, und zwar sowohl bei der Keimung im Licht wie auch im Dunkeln; die Übergangsformen weisen bei der Keimung im Licht mehr den Keimcharakter der Randfrüchte auf; sie keimen fast genau so rasch wie diese, nur in der Höhe der Prozentzahl etwas besser. Dunkelheit beeinflußt jedoch ihren Keimverlauf, abgesehen von einer kleinen anfänglichen Abweichung ebensowenig wie den der Scheibenfrüchte, indem sie beide im Licht und im Dunkeln gleich schnell und gut keimen. Der zweifache Keimverlauf der Übergangsformen verrät offenbar die doppelte Keimeigenschaft dieser im Aussehen den Scheiben- und Randfrüchten ähnlichen Früchte. Dunkelheit fördert anfangs die Keimung aller Früchte nur sehr wenig, indessen verläuft die Keimung der Randfrüchte im Dunkeln relativ schneller und allgemein besser, so daß diese die Scheibenfrüchte nach längerer Keimdauer fast einholen (Keimverhältnis der S dunkel : R dunkel = 62 : 58), während das Schlußkeimverhältnis im Licht von S : R = 63 : 45 ist.

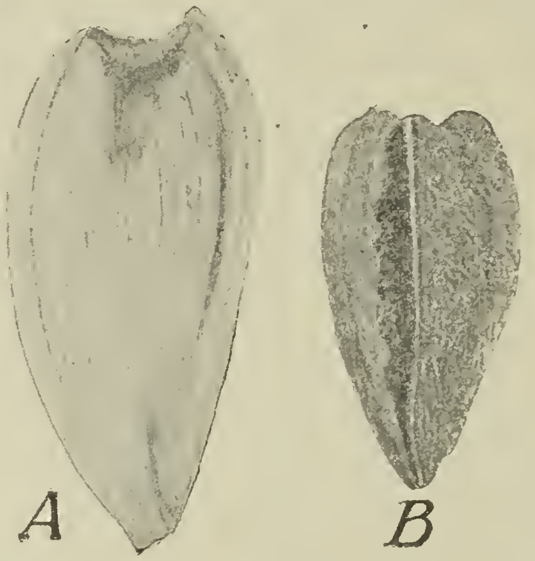


Fig. 3. *Zinnia elegans.*
A Scheibenfrucht. *B* Gewöhnliche Randfrucht. 5 mal vergr.

Zinnia verticillata.

Zwei verschiedenartige Früchte. Randfrüchte etwa 0,75 cm lang, kahnförmig, aber meist flach zusammengedrückt und nach der Mitte des Köpfchens hin konvex gebogen. Die konvexe Seite trägt in der Längsrichtung der Früchte einige Rillen. Die zungenförmige

Blumenkrone bleibt bei der Reife stehen und dient als Flugorgan. Die Scheibenfrüchte haben dieselbe Größe, sind dreikantig, nach dem unteren Ende hin leicht gebogen und spitz zulaufend. Fruchtschale an dem der Mikropyle entgegengesetzten Ende der Frucht in 1—2 Grannen ausgewachsen. Übergangsformen fehlen gänzlich.

Zum Keimversuch im Licht wurden je 100 Scheiben- und Randfrüchte verwandt, die eine halbe Stunde sterilisiert worden waren.

Material vom 4. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 12. IV. 1911.

Tabelle 19.

Es waren gekeimt am:	im Licht			im Dunkeln		
	S	Ü	R	S	Ü	R
11. I. 10	—	—	—	—	—	—
12.	—	1	—	—	—	—
13.	12	9	11	14	10	15
14.	25	21	21	32	26	28
15.	49	32	33	45	33	41
16.	55	39	36	51	39	52
17.	60	41	41	55	41	54
18.	61	42	41	60	46	56
19.	61	44	43	61	47	57
20.	61	44	43	61	47	57
21.	61	47	44	62	47	58
22.	63	48	44	62	47	58
23.	63	48	44	62	47	58
24.	63	48	44	62	47	58
25.	63	48	44	62	47	58
26.	63	48	45	62	47	58
27.	63	48	45	62	47	58
28.	63	48	45	62	47	58
29.	63	48	45	62	47	58
30.	63	48	45	62	47	58
4. II.	63	48	45	62	47	58

Zinnia elegans. Keimversuch vom 11. I. bis 4. II. 1910 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten, sowie mit Übergangsformen (Ü).

Das Keimverhältnis von Scheiben- zu Randfrüchten war:

am 13. IV. abends = 16 : 4;
am 14. IV. morgens = 45 : 11;
abends = 56 : 18;
am 15. IV. = 71 : 29;
am 17. IV. = 84 : 48;
am 25. IV. = 85 : 67;

eine weitere Änderung trat bis zum 31. VII. nicht ein.

Die Scheibenfrüchte keimen nach diesen Ergebnissen schneller und auch besser als die Randfrüchte. Dieser Keimverlauf bestätigt das Resultat eines Versuches, der in derselben Weise am 22. IV. 1910 mit Material aus dem bot. Garten zu Wien angestellt worden war. Das Schlußkeimverhältnis war hier am 13. VIII. 1910 von S : R = 84 : 60.

Zinnia pauciflora (parviflora).

Die beiderlei Früchte dieser Pflanze sind denen der *Zinnia verticillata* sehr ähnlich, nur im ganzen etwas kleiner, und es sind die flach kahnförmigen Randfrüchte nicht so stark platt zusammengedrückt.

Die Keimung der beiden Fruchtformen ist eine andere als die der ihnen sehr ähnlichen Früchte der *Zinnia verticillata.*

Ein Keimversuch im Licht, der mit 100 Scheiben- und 80 Randfrüchten (Material vom Jahre 1909 aus dem bot. Garten zu Leyden) ausgeführt wurde, ergab eine raschere Keimung der Randfrüchte. Das Keimverhältnis des am 20. IV. 1910 angesetzten Versuches war

am 22. IV. S : R = 1 : 3;
am 23. IV. = 4 : 14;
am 24. IV. = 11 : 20;
am 25. IV. = 17 : 23;

von da ab verlief die Keimung der beiderlei Früchte völlig übereinstimmend weiter bis zum 6. V. Am 13. VIII. 1910, bei Abbruch dieses Versuches, waren die Randfrüchte in etwas höherer Prozentzahl gekeimt (S : R = 51 : 55).

Wegen Mangels an Material konnte dieser Versuch nicht wiederholt werden.

Sanvitalia (Heliantheae-Zinninae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. S. 225).

Sanvitalia procumbens.

Scheibenfrüchte flach zusammengedrückt, nach der Mikropyle hin spitz zulaufend und mit einem breiten Flugsaum umgeben, der an dem oberen Ende der Frucht unterbrochen ist und hier in zwei borstenartige Fortsätze ausläuft. Oberfläche dieser Scheibenfrucht ist glatt (Fig. 4, *A*). Randfrüchte kleiner, aber dicker als die Scheibenfrüchte, drei- bis vierkantig, haben keinen Flügel und sind etwas gebogen. Über ihre warzigrauhe Oberfläche laufen fünf weiße, vielhöckerige Streifen (Fig. 4, *B*). Zu diesen beiden gibt es noch eine aus den ♀ Scheibenblüten entstehende Übergangsform, die die Gestalt der Scheibenfrucht besitzt, deren Rücken aber die fünf weißen, höckerigen Linien der Randfrucht trägt (Fig. 4, *C*).

Die Keimung der dreierlei Früchte verlief ziemlich unregelmäßig und führte zu keinem eindeutigen Ergebnis. In den meisten Fällen keimten die Scheibenfrüchte mit der warzigen Oberfläche, also die Übergangsformen, im Licht und im Dunkeln am schnellsten und auch am besten, während die Keimung der eigentlichen Scheibenfrüchte im Licht anfangs stets rascher als die der Randfrüchte, später langsamer erfolgte, so daß diese Scheibenfrüchte nach längerer Keimdauer schlechter gekeimt waren als die Randfrüchte. Im

Dunkeln dagegen keimten die Scheibenfrüchte mit der glatten Oberfläche bald fast so schnell wie die mit der rauhen, bald anfangs langsamer, dann aber später schneller und besser als die Randfrüchte.

Aus dem Gesagten tritt das eine klar hervor, daß die Randfrüchte immer langsamer und meist auch schlechter keimen. Die Dunkelheit beschleunigt ferner die Keimung ganz allgemein und zwar ziemlich stark, wenn auch nach einiger Zeit des Keimverlaufes die im Dunkeln von denen im Licht überholt werden, und es zeigt sich, daß Lichtabschluß die Keimung der Randfrüchte mehr fördert als die der Scheibenfrüchte.

Zusammenfassung.

1. Die Scheibenfrüchte keimen im Licht schneller, nicht immer besser als die Randfrüchte, im Dunkeln meist schneller, oft auch besser.
2. Dunkelheit erhöht die Keimungsenergie aller Früchte, setzt aber die Prozentzahl der Keimlinge herab.

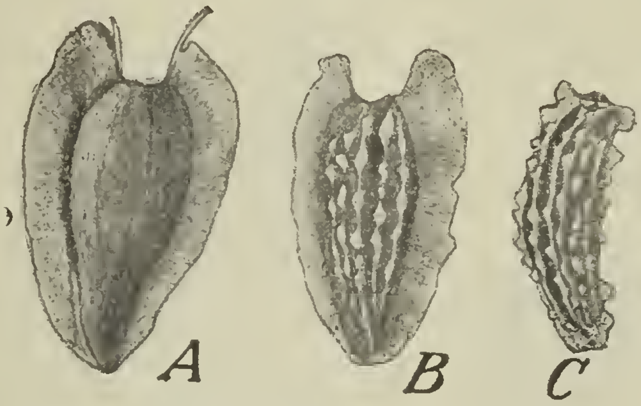


Fig. 4. *Sanvitalia procumbens.*
A Scheibenfrucht. *B* gewöhnliche Randfrucht. *C* Übergangsform zwischen Scheiben- und Randfrucht. 7 mal vergr.

Siegesbeckia L. (**Heliantheae-Verbesinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. S. 230).

Siegesbeckia orientalis L.

Ihre Früchte sind wegen der merkwürdigen Art der Verbreitung schon früh bekannt geworden, und wir finden sie von Hildebrand in der botan. Zeitung vom Jahre 1872 (S. 1) eingehend beschrieben.

(Man vergleiche daselbst auf Seite 11 die Angaben über die der *Sieg. orientalis* ähnliche *Sieg. iberica.*)

Form der Scheiben- und Randfrüchte völlig gleich: 3—4 mm lang, etwas (nach der Mitte des Blütenköpfchens hin) gebogen, vierkantig, am unteren Ende spitz, von glatter Oberfläche und schwarz. Früchte der ♀ Randblüten von einem kahnförmig gestalteten Deckblatt umgeben, das dieselben ringsum jedoch nicht ganz einschließt. Diese Blätter sind auf ihrem Rücken überall mit Klebhaaren bedeckt (s. Fig. 710 in Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil. IV. Abt. 5. S. 114: randständige Frucht von *Sieg. orient.* L.).

Bei den aus ☿ Scheibenblüten hervorgehenden Früchten findet sich zwar auch ein Deckblatt vor, doch ist dasselbe nur bei den auf der Blütenscheibe weiter nach außen hin stehenden mit Klebhaaren bedeckt, während die in der Mitte des Köpfchens sitzenden allein an der freistehenden Spitze der Deckblättchen mit klebrigen Haaren versehen sind. Ferner fallen die Scheibenfrüchte zur Zeit ihrer Reife sehr leicht aus ihrem Deckblatt heraus, oder es trocknet dieses an und für sich sehr dünne Blatt ein. Ich legte zunächst je 100 Scheiben- und Randfrüchte, die von ihrem Hüllblatt befreit worden waren, zur Keimung aus. Der Keimverlauf der beiderlei an sich also gleich aussehenden Früchte war kaum voneinander verschieden.

Tabelle 20.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht. Früchte	
	mit Deckblatt	ohne Deckblatt
23. II. 10 1 Uhr nachm.	—	—
23. 8 „ „	6	9
24. 8 „ vorm.	20	24
24. 8 „ nachm.	40	51
25. 8 „ vorm.	56	61
25. $5^1/_2$ „ nachm.	61	68
26.	67	70
27.	70	74
28.	73	76
1. III.	76	78
2.	77	79
3.	77	80
4.	77	80
5.	80	80
6.	81	80
7.	81	80
8.	81	81
9.	81	81
10.	84	83
11.	84	83
12.	86	83
18.	87	85
4. IV.	90	86
15. IX.	93	86
19. X.	93	87

Siegesbeckia orientalis. Keimversuch vom 21. II.—19. IX. 10 mit 70 von einem Deckblatt umgebenen Früchten und mit 100 deckblattlosen Früchten.

Das Keimverhältnis der am 5. II. 1910 im Licht ausgesäten Früchte war am 7. II. vorm. S : R = 0 : 0,

am 8. II. vorm. = 22 : 21,
nachm. = 47 : 48,
am 9. II. . . . . = 55 : 55,
„ 10. II. . . . . = 64 : 66,
„ 14. II. . . . . = 77 : 76,
„ 20. II. . . . . = 81 : 82,

und bei Abbruch des Versuches am 1. III. 1910 = 85 : 84.

Es ist jedoch von Interesse, den Einfluß des die Früchte umgebenden Hüllblattes auf die Keimung kennen zu lernen. Zu diesem Zweck wurde ein Keimversuch im Licht mit 70 Scheiben- und Randfrüchten mit und mit 100 Scheiben- und Randfrüchten ohne Deckblatt angesetzt.

Material aus dem Jardin des Plantes zu Paris. Versuchsbeginn am 21. II. 1910.

Tabelle 20 zeigt das Keimergebnis: Das die Früchte umgebende Deckblatt verzögert deren Keimung gegenüber den Deckblattlosen, doch keimen diejenigen, deren Keimung anfangs langsamer erfolgte, später besser (in höherer Prozentzahl).

Ximenesia (Verbesina) Cass. **(Heliantheae-Verbesinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 239).

Ximenesia (Verbesina) encelioides (Cav.) Benth. et Hook. fil.

Scheibenständige Früchte länglich, ellipsenförmig, flach dachartig und mit einem hellen Flügel umgeben. Oberfläche kahl und glatt (Fig. 5, *A*). (Vergl. Fig. 116, *M* in Engler-Prantl, natürl. Pfl. Teil IV. Abt. 5. p. 230.)

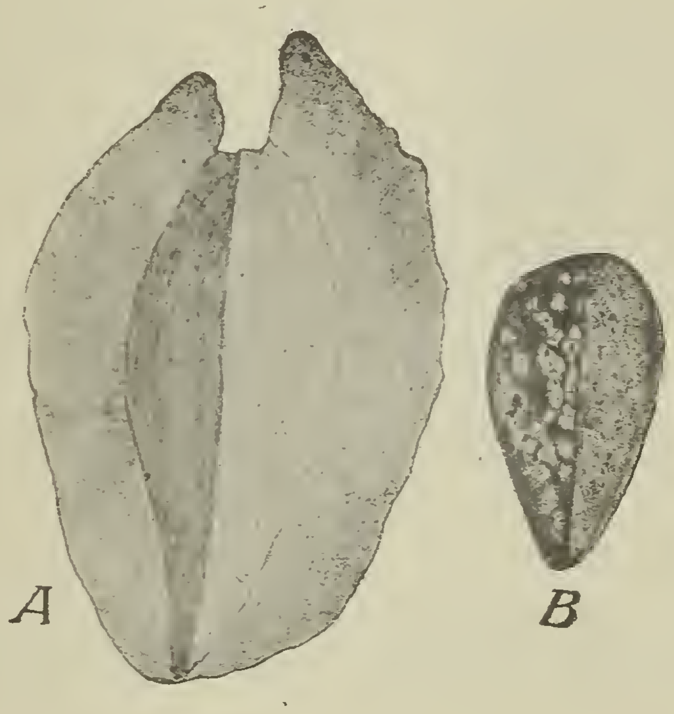


Fig. 5. *Ximenesia (Verbesina) encelioides.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht.

Die Randfrüchte sind kleiner, aber dicker als die Scheibenfrüchte, von den Seiten her etwas zusammengedrückt, ungeflügelt, und es ist ihre Oberfläche warzenförmig rauh (Fig. 5, *B*).

Das Gewicht einer Scheibenfrucht beträgt 1,85 mgr, das einer Randfrucht 1,75 mgr. (Mittel aus je 100 Stück.)

Die Keimversuche mit diesen verschiedenartigen Früchten fielen nicht eindeutig aus, sondern es zeigte sich eine größere Keimungsenergie und Keimkraft bald bei den Scheiben-, bald bei den Randfrüchten, jedoch nur bei dem von außerhalb bezogenen Material. So wurde am 25. XI. 1909 ein Versuch im Licht und im Dunkeln mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten angesetzt.

Das Ergebnis desselben gibt Tabelle 21 an.

Die Scheibenfrüchte keimten bei diesen Versuchen sowohl im Licht als auch im Dunkeln schneller und besser als die Randfrüchte. Die Keimung der Scheibenfrüchte im Licht und im Dunkeln erfolgte fast gleich schnell und gleich gut; erst nach längerer Keimdauer blieben die im Dunkeln etwas hinter denen im Licht zurück. Die Keimung der Randfrüchte wurde durch Lichtabschluß verzögert.

Dasselbe Keimresultat erzielte ich mit Früchten, die ich selbst aus dem bot. Garten zu Münster am 2. IX. 1910 eingesammelt und am 28. III. 1911 ausgesät hatte, insoweit, als die Scheibenfrüchte stets schneller und viel besser als die Randfrüchte keimten. Indessen verzögerte Lichtabschluß nicht die Keimung der Randfrüchte, wohl aber erhöhte Dunkelheit die Keimprozente der Scheibenfrüchte.

Tabelle 21.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
26. XI. 09	—	—	—	—
27.	22	15	20	14
28.	40	34	35	26
29.	45	42	40	33
30.	48	45	47	35
1. XII.	51	46	50	36
2.	55	48	53	36
3.	56	48	55	36
4.	57	48	56	37
5.	57	49	56	37
6.	57	49	56	37
7.	57	49	57	38
21.	61	49	58	39
25. I. 10	61	49	58	39

Ximenesia encelioides. Keimversuch vom 25. XI. 09 bis 25. I. 10 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Diesen Keimergebnissen entgegengesetzt waren die Resultate zweier Versuche vom 28. I. und 28. II. 1910, die ich mit anderen Früchten in derselben Weise wie oben ausführte. Die Randfrüchte keimten hier im Licht und im Dunkeln schneller, im Dunkeln stets schlechter, im Licht einmal besser und einmal schlechter als die Scheibenfrüchte. Ferner verzögerte Lichtabschluß die Keimung der Scheiben- und Randfrüchte in einem Fall in fast gleicher Weise.

Meine Ansicht über dieses merkwürdige Verhalten der beiderlei Früchte bei ihrer Keimung geht dahin, daß unter der einen von außerhalb bezogenen Sendung sich Früchte befanden, die ein sehr verschiedenes Alter hatten, womöglich Früchte aus der Ernte von mehreren Jahren waren, sodann aber auch unter diesen so verschieden alten Früchten die Scheiben- und Randfrüchte wieder ungleich alt waren, indem z. B. die Mehrzahl der Scheibenfrüchte älter oder jünger war als die der Randfrüchte.

Der typische Keimverlauf der Früchte der *Ximenesia encelioides* scheint mir der zu sein, wie ich ihn mit den von mir eingeernteten Früchten erzielt habe, d. h.: Es keimen die Scheibenfrüchte rascher und besser als die Randfrüchte, und es ist der Keimverlauf im Licht und im Dunkeln fast derselbe.

Synedrella (Heliantheae-Coreopsidinae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. S. 242).

Synedrella nodiflora (L.) Grtn.

Mit den Achänien dieser Komposite hat Ernst seiner Zeit schon Keimversuche angestellt, deren Hauptergebnis ich auf Seite 22 bereits angeführt habe.

Ich habe nun einige von seinen Versuchen wiederholt, andere neu ausgeführt, um die Bedeutung der Fruchtschale einer näheren Untersuchung zu unterziehen.

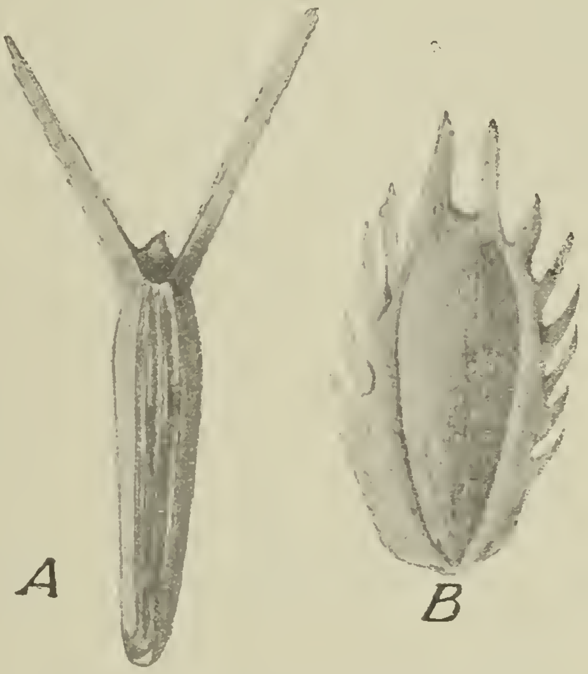


Fig. 6. *Synedrella nodiflora.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht von der konvexen Außenseite.

Zweierlei Früchte mit sehr verschiedenem Aussehen. Scheibenfrüchte länglich, teilweise ziemlich rund, zum Teil auch 2—3 kantig, ungeflügelt. Die Kanten setzen sich an dem oberen Ende der Frucht in 2—3, selten 4 mit feinen nach rückwärts gerichteten Zähnen versehenen Borsten fort. (Fig. 6 *A*). Die Randfrüchte sind kürzer, aber breiter, vom Rande her zusammengedrückt und mit einem unregelmäßig zerschlitzten Flügel umgeben. Die auf diese Weise entstandenen Borsten des Flügelrandes sind nach rückwärts gerichtet. (Fig. 6, *B*).

Das Gewicht der von mir untersuchten Früchte betrug für die Scheibenfrucht 0,67 mgr, für die Randfrucht 1,165 mgr (Mittel aus je 200 Stück, die jedesmal zu 100 gewogen worden waren). Ernst teilt für seine Früchte als Gewicht derselben mit: Scheibenfrucht = 0,43 mgr, Randfrucht = 0,73 mgr (Mittel aus 800 Stück.) Danach sind die von mir untersuchten Früchte an und für sich zwar schwerer gewesen, das Gewicht der beiden Früchte zu einander ist aber fast genau dasselbe geblieben:

$$\left[\frac{S_1 : S_2}{R_1 : R_2} = 0{,}97\right].$$

Näheres über *Synedrella nodiflora* siehe Bericht d. D. Bot. Ges. Jahrg. 1906. Bd. XXIV. Heft 8. p. 451—452.

Tabelle 22.

Es waren gekeimt in % am:	I im Licht		II im Dunkeln		Temperat. im Gewächshaus in C°	III im Thermostaten		Temperatur im Thermostaten in C°
	S	R	S	R		S	R	
1. II. 10	—	—	—	—		—	—	32,5
4.	—	—	—	—		—	—	32,5
5.	—	—	—	—		2	1	33,5
9.	—	—	—	—		10	8	33,5
10.	1	—	1	—	22	12	8	34
11.	1	—	2	—	21	12	8	33,5
12.	1	—	2	—	21	12	9	33,5
13.	1	—	3	—	21,5	13	9	33,5
14.	1	—	4	—	22	14	9	33,5
16.	3	—	6	—	22	14	9	32
18.	5	—	6	—	22	14	9	33
20.	10	1	7	1	28	14	9	30
22.	20	2	7	1	24,5	14	9	33
24.	32	7	7	1	21,5	14	9	33
26.	34	9	7	1	21	14	9	32
1. III.	37	10	8	1	20	14	9	33
3.	40	13	8	1	22	14	9	—
7.	46	23	8	2	27	14	9	
8.	52	33	8	2	27	14	9	
			im Licht					
10.	54	37	17	2	31	14	9	
14.	56	43	40	9	24	14	9	
18.	56	45	40	11	19	14	9	
22.	57	45	41	12	26	14	9	
4. IV.	57	49	48	20	30	14	9	
11.	58	49	52	28	34	14	9	
15.	58	49	58	36	35	14	9	
20.	58	49	61	46	26	14	9	
26.	58	51	62	50	26	14	9	
9. 5.	58	51	63	55	32	14	9	
25.	58	51	63	59	31	14	9	
12. VIII.	58	51	63	59	—	14	9	

Synedrella nodiflora. Keimversuch vom 1. II. bis 12. VIII. 1910 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.
I und II mit je 200, III mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten.

Das Material zu den *Synedrella*-Keimversuchen habe ich durch Vermittelung des Herrn Professor Miehe aus Buitenzorg von Herrn Dr. Bernard, Leiter des Fremdenlaboratoriums, erhalten, dem ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank dafür ausspreche.

Die Früchte keimten bei einer Zimmertemperatur von 18° C. kaum, und es mußten infolgedessen fast alle Keimversuche in erhöhter Temperatur vorgenommen werden.

Meine Untersuchungen bestätigten zunächst die schnellere und bessere Keimung der Scheibenfrüchte gegenüber den Randfrüchten und den verzögernden Einfluß der Dunkelheit, der sich bei den Randfrüchten mehr bemerkbar machte als bei den Scheibenfrüchten.

Tabelle 22 enthält die Ergebnisse einer Licht- und Dunkelkultur, die mit je 200, und einer Thermostatenkultur, die mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten angesetzt wurde. Die Früchte waren vor der Aussaat eine Stunde lang sterilisiert worden.

Versuchsbeginn am 1. II. 1910.

Die Lichtkultur stand zuerst in diffusem Licht im Zimmer (Temp. 18° C.), wurde aber, da bis zum 9. II. keine Frucht gekeimt war, an demselben Tage in das Gewächshaus des bot. Gartens (Temp. 22° C.) gestellt. Mit der Dunkelkultur geschah dasselbe am 8. III., mit den Früchten des Thermostatenversuches am 3. III. Im Gewächshaus standen diese beiden Versuche im Licht. Am 10. II. fingen die Scheiben- und Randfrüchte des Licht- und Dunkelversuches gleichzeitig an zu keimen. Die bald erfolgende erheblich schnellere Keimung der Früchte im Licht war zweifellos von der höheren Temperatur im Gewächshaus abhängig, die bis zu 28° C. an einzelnen Tagen gestiegen war.

Tabelle 23.

Es waren gekeimt in % am:	S	R	Temper. in ° C.
8. III. 10 7 Uhr nachm.	—	—	30
9. 11¾ „ vorm.	8	8	33
9. 6½ „ nachm.	32	72	31
10. 9½ „ vorm.	64	94	31
10. 1 „ nachm.	72	94	31
11. 9½ „ vorm.	78	94	30
12. 9½ „ „	84	98	31
13. 11½ „ „	86	98	22
19. „	88	98	27
21. „	90	98	27
23. „	90	98	22

Synedrella nodiflora. Keimversuch vom 8. bis 23. III. 1910 mit je 50 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Den Einfluß der Temperatur erkennen wir aus einem Vergleich des Dunkelversuches in Zimmertemperatur und des im dunklen Thermostaten von der Durchschnittstemperatur von 33° C. Die Früchte des Thermostatenversuches, die im dunkeln Raum trotz der hohen Temperatur in sehr niedriger Prozentzahl keimten, keimten im Licht in etwas niedriger Temperatur nicht weiter, während die Früchte des Dunkelversuches, als sie aus der Temperatur von 18° C. ins Gewächshaus von der Temperatur 19—35° C. gelangten, äußerst rasch im Licht keimten und zwar die Randfrüchte relativ schneller als die Scheibenfrüchte. Die beiderlei Früchte keimen demnach schneller, wenn sie aus niedriger Temperatur (etwa aus 20° C.) in höhere (etwa bis 30° C.) gebracht, als wenn sie aus höherer (über 30° C.) in eine solche von 20—30° C. zur weiteren Keimung gestellt werden.

Um der Luft und dem Wasser den Zutritt zum Embryo zu erleichtern, wurden je 50 Scheiben- und Randfrüchte 24 Stunden in Wasser gelegt, geschält und zur Keimung ins Gewächshaus gestellt. Versuchsbeginn am 8. III. 1910. Das Keimresultat ist in Tabelle 23 enthalten.

Wenn auch die beiderlei Samen anfangs gleich schnell zu keimen beginnen, so eilen die Randfrüchte doch bald sehr erheblich in der Keimung voraus und keimen sogar besser, ein Beweis dafür, daß die Fruchtschale es sein muß, die bei intakten Früchten die Keimung der Randfrüchte mehr verzögert als die der Scheibenfrüchte, und daß der Unterschied in dem Keimprozent sowohl wie in der Keimdauer nicht in erster Linie, wie Ernst es annimmt, in der Konstitution der Embryonen beruhen kann, sondern größtenteils der Fruchtschale zuzuschreiben ist.

Tabelle 24.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht	
	S	R
12. IV. 11 10 Uhr vorm.	—	—
13. 3 „ nachm.	30	10
13. $11^1/_2$ „ „	58	33
14. 10 „ vorm.	71	56
14. 9 „ nachm.	76	66
15.	82	76
16.	88	84
17.	90	90
19.	92	91
21.	96	94
23.	96	96
25.	96	96
26.	97	96
3. V.	98	96
10.	98	96

Heterospermum Xanthii. Keimversuch vom 12. IV.—10. V. 11 mit je 150 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Heterospermum (Heliantheae-Coreopsidinae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 244).

Heterospermum Xanthii.

Scheibenfrüchte langgestreckt und überall fast gleichmäßig dick, etwa von der Form einer vierkantigen prismatischen Säule, ungeflügelt, drei Grannen vorhanden. Randfrüchte kurz gedrungen und etwas konkav gewölbt. Die den Samen dachartig umgebende glatte und dunkelgefärbte Fruchtschale setzt sich nach der konkaven Seite hin an der Schmalseite in einen kurzen Flugsaum fort. In der Mitte der Konkavseite ist die Fruchtschale in der Längsrichtung der Frucht in spitze Höcker ausgewachsen. Am oberen Ende trägt die Randfrucht drei mit feinen Widerhaken versehene spitze Grannen. Anzahl der Scheibenfrüchte ungefähr 4—6 mal größer als die der Randfrüchte, von denen etwa 8—10 auf jedem Köpfchen sitzen.

Die Ergebnisse aller Keimversuche stimmten völlig überein, und es stellte sich einwandfrei heraus, daß die Scheibenfrüchte im Licht merklich schneller und besser als die Randfrüchte keimen. In Tabelle 24 finden wir das Resultat eines Versuches, der am 12. IV. 1911 mit je 150 Scheiben- und Randfrüchten angesetzt wurde, die $^1/_2$ Stunde sterilisiert worden waren.

Material vom 9. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster.

Tabelle 25.

Es waren gekeimt in % am		im Licht			
		Früchte vom 12.—29. VIII. 10		Früchte vom 17.—27. IX. 10	
		S	R	S	R
9. XI. 10	7 Uhr nachm.	—	—	—	—
10.	9 „ vorm.	3	1	1	—
10.	12$^1/_2$ „ nachm.	6	1	1	—
10.	7 „ „	16	5	1	—
11.	9 „ vorm.	49	16	11	—
11.	6$^1/_2$ „ nachm.	58	18	15	—
12.	9 „ vorm.	66	23	20	2
12.	8 „ nachm.	67	25	20	3
13.		71	26	24	4
14.		72	28	29	6
15.		74	32	31	8
16.		74	35	34	13
17.		75	36	39	13
18.		75	36	40	15
20.		76	36	41	15
23.		76	36	42	16
25.		76	36	43	18
28.		76	36	43	20
6. XII.		76	36	44	22
12.		76	36	44	23
30. I. 11		76	36	44	23

Heterospermum Xanthii. Keimversuch vom 9. XI. 10—30. I. 11 mit je 200 Scheiben- (S) und je 100 Rand- (R) Früchten.

Mit den Früchten der *Heterosp. Xanthii* wurde auch die Bedeutung des Alters der Samen bei der Keimung insofern festgestellt, als Keimversuche mit Früchten ausgeführt wurden, die vom 17. bis 29. VIII. und mit solchen, die vom 17.—27. IX. 1910 im bot. Garten zu Münster eingesammelt worden waren.

Der verhältnismäßig geringe Altersunterschied ließ einen deutlichen Nachteil in der Keimung der später eingeernteten, d. h. der bei der Aussaat jüngeren Früchte erkennen, und zwar war die Verzögerung in der Keimung bei den Randfrüchten anfangs relativ größer als bei den Scheibenfrüchten, doch keimten auch die jüngeren Scheibenfrüchte vom September so langsam, daß die Randfrüchte von der Augusternte ihnen im Anfang in der Keimung voraus waren, wie aus Tabelle 25 zu ersehen ist.

Galinsoga (Galinsogaea) Ruiz und Pavon (**Heliantheae-Galinsoginae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanf. Teil IV. Abt. 5. p. 247).

Galinsoga parviflora Cav.

Röhren- und Strahlenblüten sind ziemlich gleichmäßig fruchtbar. Zahl der Strahlenblüten schwankt zwischen 5 und 7, während die der Röhrenblüten 5—10 mal so groß ist. Scheibenfrüchte sind länglichrund, nach der Mikropyle zu dünner und etwas abgestumpft. Pappus aus einem getrenntblättrigen oder wenig verwachsenen Federkelch (Fig. 7, *A*). Die Früchte der weiblichen Strahlenblüten sind plattgedrückt, nach der Mitte des Blütenköpfchens zu konkav gebogen, an der Anheftungsstelle spitz und am oberen Ende mit einzelnen feinen Pappushärchen bedeckt. Die ganze Oberfläche ist glatt. Die Hüllblätter umschließen die Randfrüchte zur Zeit der Reife (Fig. 7, *B*). Übergangsformen zwischen Scheiben- und Randfrüchten sind nicht vorhanden.

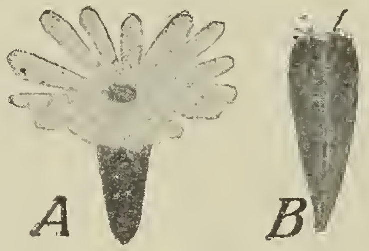


Fig. 7. *Galinsoga parviflora.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht ohne Hüllblatt. 7 mal vergr.

Tabelle 26 enthält die Ergebnisse eines Keimversuches im Licht, der mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten angesetzt wurde.

Material aus dem bot. Garten zu Upsala. Versuchsbeginn am 9. IV. 1910.

Die Scheibenfrüchte keimen viel langsamer als die Randfrüchte und haben erst sieben Tage später (am 20. IV.) dieselbe Prozentzahl erreicht wie diese (am 13. IV.). Versuche mit Früchten aus dem bot. Garten zu Marburg ergaben wieder dasselbe Resultat, ferner keimten die Randfrüchte auch noch besser als die Scheibenfrüchte. (Keimverhältnis 5 $^1/_2$ Monate nach der Aussaat: S : R = 43 : 58.)

Weitere Keimversuche wurden mit den zweierlei Früchten der *Galinsoga* vorgenommen, die ich selbst im bot. Garten zu Münster eingesammelt hatte, und bei allen Versuchen keimten, um das schon hier vorwegzunehmen, stets die Randfrüchte schneller, meistens auch besser als die Scheibenfrüchte.

Frisch eingeerntete und sofort ausgesäte Früchte begannen erst nach längerer Keimdauer (nach 8—14 Tagen) zu keimen, und dann auch noch sehr langsam, dazu die Scheibenfrüchte wieder relativ langsamer und schlechter als die Randfrüchte. So waren von Früchten, die am 20. VII. 1910 eingesammelt und am folgenden

Tage zur Keimung ausgelegt worden waren, am 22. X. 1910 im Licht gekeimt: von den Scheibenfrüchten 8 %, von den Randfrüchten 36 %; im Dunkeln von den Scheibenfrüchten 8 %, von den Randfrüchten 34 %. Bei Keimung in erhöhter Temperatur, so im Thermostaten bei 31° C., keimten frische Scheiben- wie Randfrüchte innerhalb 9 Tagen nach der Aussaat in sehr geringer Anzahl. Erst als die Früchte aus dem Thermostaten herausgenommen wurden und im Zimmer bei einer Temperatur von 19—20° C. standen, begann plötzlich die Keimung, bei den Randfrüchten wieder relativ schneller als bei den Scheibenfrüchten (S : R = 4 : 32 %).

Ein- bis zweistündiges Vorwärmen der Früchte vor der Aussaat in Wasser von 43° C. wirkte eher verzögernd auf die Keimung als beschleunigend, sowohl auf eine solche im Licht als im Dunkeln wie im Thermostaten (von 31° C.). Nur Früchte einer Dunkelkultur keimten bei einer derartigen Vorbehandlung nach längerer Keimdauer besser, Früchte einer Thermostatenkultur erst, nachdem sie den Keimraum nebst Temperatur mehrmals gewechselt hatten und schließlich noch umgebettet worden waren. Da bei einer Dunkelkultur die Keimung sich zwar als eine verzögernde, der Keimverlauf der Scheiben- und Randfrüchte aber als ein gleichmäßigerer gezeigt hatte, führte ich einen Versuch aus, wie ihn Gaßner (p. 350) seiner Zeit mit Samen von *Chloris ciliata* (Swartz) angesetzt hat. Gaßner fand für seine Grassamen, daß der schädliche Einfluß der Dunkelheit auf die Keimkraft fortfiel, wenn Samen im Keimbett während der Dunkelheitsperiode sich nicht in Temperaturen von 32—33°, sondern in niedrigeren Temperaturen unter dem Keimungsminimum von 6—10° befänden.

Tabelle 26.

Es waren gekeimt am:			im Licht	
			S	R
9. IV. 10	9 Uhr	vorm.	—	—
9.	9 „	nachm.	1	2
10.	12½ „	„	4	27
10.	9½ „	„	8	43
11.	10½ „	vorm.	21	67
11.	7½ „	nachm.	35	84
12.	9 „	vorm.	42	94
12.	9¼ „	nachm.	55	99
13.	9 „	vorm.	66	100
14.			85	100
15.			93	100
16.			95	100
17.			95	100
18.			97	100
19.			99	100
20.			100	100

Galinsoga parviflora. Keimversuch vom 8. bis 20. IV. 10 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Je 100 Scheiben- und Randfrüchte, die ich tagsüber im Thermostaten (Temp. 34—35° C.) stehen ließ, setzte ich deshalb nachtsüber in ein Zimmer von der Temperatur 8—10° C. Der Erfolg jedoch war der, daß innerhalb 17 Tagen weder eine Scheiben- noch eine Randfrucht gekeimt war, während von einem Kontrollversuch bereits S : R = 52 : 89 % gekeimt waren. Erst als die Früchte fünf Tage im Dunkeln in einer Temperatur von 18° C. bei Tag und Nacht gestanden hatten, keimten sie, und zwar jetzt zuerst ziemlich gleichmäßig:

nach 2 Tagen S : R = 3 : 3 %,
„ 4 „ S : R = 10 : 11 %,
„ 6 „ S : R = 18 : 20 %,
„ 9 „ S : R = 20 : 25 %,
„ 25 „ S : R = 22 : 33 %;

nach 11 Wochen, als der Versuch abgebrochen wurde, betrug die Anzahl der gekeimten Scheibenfrüchte 40 %, von den Randfrüchten 62 %. Das Keimverhältnis des Kontrollversuches war zu derselben Zeit S : R = 88 : 98.

Das regelmäßige Wechseln des Keimraumes von höherer (etwa von 30° C.) Temperatur und niedriger (etwa von 10° C.) ist demnach scheinbar von günstigem Einfluß auf die gleichmäßigere Keimung der Scheiben- und Randfrüchte, doch bleibt dieser gewissermaßen latent in den Früchten zurück und wird erst durch gewisse die Keimung anregende Momente ausgelöst.

Weitere Versuche, einen Einfluß auf den verschiedenen Keimverlauf der beiderlei Früchte dadurch zu gewinnen, daß den Früchten vor der Aussaat längere Zeit (72 Stunden) die Feuchtigkeit in einem Exsiccator entzogen wurde, schlugen fehl, ebenso wie die, bei denen durch längeres Verweilen der Früchte in Eis eine Änderung der Keimung erzielt werden sollte.

Ich versuchte ferner, den Einfluß der Fruchtschale auf die verschiedenartige Keimung der zweierlei Früchte festzustellen und säte zu diesem Zwecke Früchte aus, die von ihrer Hülle teilweise und ganz befreit worden waren. Es war indessen sehr schwierig, die Hülle so vorsichtig von den Samen abzuziehen, daß diese selbst nicht beschädigt wurden. Zudem löste sich bei der Schälung der Scheibenfrüchte mit der Fruchtschale auch vielfach die ihr sehr eng anliegende Samenschale los, während bei den Randfrüchten die Samenschale meist intakt um den Embryo sitzen blieb. Der erzielte Keimverlauf der beiderlei Samen kann infolgedessen nicht genau der Wirklichkeit entsprechen, und ich kann die erhaltenen Ergebnisse nicht als vollgültige Keimresultate der von der Fruchtschale befreiten Früchte der *Gal. parviflora* ansehen, zumal, was noch hinzukommt, die Schälung sehr viel Zeit in Anspruch nahm, so daß entweder nur wenige Samen, die in nicht allzulanger Zeit hatten geschält werden können, ausgesät werden konnten, oder aber, falls ich eine größere Anzahl zur Keimung auslegte, die zuerst geschälten viel eher den Keimungsbedingungen unterworfen wurden als die zuletzt von der Fruchtschale befreiten. Dennoch aber möchte ich einige Keimergebnisse von den ausgeführten Versuchen hier mitteilen, da die Wirkung des Schälens bei jedem Versuche deutlich festzustellen war.

So wurden am 5. V. 1911 je 15 Scheiben- und Randfrüchte, deren Fruchtschale der Längsrichtung nach teils halb, teils ganz entfernt worden war, im Licht und im Dunkeln ausgesät. Die Früchte lagen vor der Schälung 24 Stunden in Wasser.

Material vom 8. X. 10 aus dem botan. Garten zu Münster.

Ein Vergleich der in Tabelle 27 enthaltenen Keimzahlen der Scheiben- und Randfrüchte ergibt, daß die Samen der Randfrüchte und zwar sowohl die, die teilweise, als auch die, die ganz von der Fruchtschale befreit sind, anfangs etwas schneller keimen, wie die intakten Früchte es tun, daß aber im übrigen sich der Keimverlauf der beiden Samen viel gleichmäßiger gestaltet, als wenn die Früchte mit ihrer Fruchtschale zum Keimen gebracht werden. Betreffs der Licht- und Dunkelkultur bei diesem Keimversuche kann nur soviel gesagt werden, daß die Keimung im Licht und Dunkeln ziemlich gleich ist, wie es andere Versuche auch ergeben haben, wenigstens insofern, als das Licht keinen fördernden Einfluß auf die Keimung ausübt.

Tabelle 27.

Es waren gekeimt am:	I. Fruchtschale halb entfernt				II. Fruchtschale ganz entfernt			
	im Licht		im Dunkeln		im Licht		im Dunkeln	
	$_{15}$S	$_{15}$R	$_{15}$S	$_{15}$R	$_{15}$S	$_{15}$R	$_{15}$S	$_{15}$R
5. V. 11 12 Uhr mittags	—	—	—	—	—	—	—	—
5. 11 „ nachm.	1	4	—	3	1	4	2	7
6. 10 „ vorm.	2	4	—	5	4	7	7	11
6. 4 „ nachm.	11	14	12	14	12	13	12	15
7.	13	14	15	15	15	14	15	15
12.	13	14	15	15	15	15	15	15

Galinsoga parviflora. Keimversuch vom 5.—12. V. 11 mit je 15 von der Fruchtschale teilweise oder ganz entfernten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Tabelle 28 enthält das Ergebnis eines Versuches, der am 8. XI. 1910 mit je 50 von der Frucht- bzw. von Frucht- und Samenschale befreiten Früchten angesetzt wurde, und der eine noch regelmäßigere Keimung der beiderlei Samen erkennen läßt. Wenn die Samen der Scheibenfrüchte bei diesem Versuche anfangs schneller keimen, so kann dieses nur davon herrühren, daß von den Scheibenfrüchten nur 4, von den Randfrüchten aber 32 von der Fruchtschale allein, alle anderen von Frucht- und Samenschale befreit worden waren.

Ferner wurden die Früchte der *Galinsoga parviflora* der Einwirkung des Sauerstoffs und des Wasserstoffs ausgesetzt. Tabelle 29 bestätigt den schon bei *Dimorphotheca pluvialis* erkannten fördernden Einfluß des Sauerstoffs auf die Keimung. Der in Tabelle 29 veranschaulichte Versuch wurde mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten, die $^1/_2$ Stunde sterilisiert worden waren, in 100% Sauerstoff und als Kontrolle dazu in Luft ausgeführt.

Material vom 4. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 7. III. 1911.

Tabelle 28.

Es waren gekeimt am:	im Licht $_{50}$S	im Licht $_{50}$R
8. XI. 11 6 Uhr nachm.	—	—
9. 9 „ vorm.	13	11
9. 1 „ nachm.	25	14
9. 7 „ „	39	26
10. 9 „ vorm.	45	46
10. 1 „ nachm.	46	47
10. 6 „ „	49	49
11. 9 „ „	49	49
12.	50	49
13.	50	50

Galinsoga parviflora. Keimversuche vom 8.—13. XI. 11 mit je 50 von der Fruchtschale bezw. Frucht- und Samenschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Tabelle 29.

Es waren gekeimt am:	in 100% Sauerstoff		in Luft	
	S	R	S	R
9. III. 11 9 Uhr vorm.	—	—	—	—
10. 10 „ „	1	33	—	1
10. 7 „ nachm.	1	53	—	8
11. 9 „ vorm.	1	66	—	11
11. 6 „ nachm.	1	68	—	11
12. 11 „ vorm.	2	78	—	14
13.	3	75	1	17
14.	3	87	1	24
15.	3	87	1	38
16.	5	87	1	44
17.	8	87	1	44
22.	30	90	2	65
23.	38	94	2	71
	in Luft			
25.	41	94	2	74
26.	48	94	3	74
27.	48	94	4	78
29.	49	94	4	79
8. IV.	69	100	8	86

Galinsoga parviflora. Keimversuch vom 7. III. bis 8. IV. 11 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Beiderlei Früchte keimen in O viel schneller und besser, und zwar etwa in demselben Verhältnisse wie in Luft, die Scheibenfrüchte vielleicht relativ etwas rascher und besser. Die Wirkung des Sauerstoffs auf die Keimung der zweierlei Früchte steigert sich prozentualiter mit zunehmendem Sauerstoffgehalt des Versuchsraumes.

Was die Keimkulturen in Wasserstoff anbelangt, so tritt auch bei der Keimung der Galinsoga-Früchtchen dieselbe hemmende Wirkung ein, die der Wasserstoff, wie wir gesehen haben, auch auf die Keimung der Früchte der *Dimorph. pluv.* ausübt.

Ich ließ je 100 Scheiben- und Randfrüchte in 12%, 30%, 48%, 100% und als Kontrolle dazu in Luft keimen.

Material vom 6. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster.

Während noch bei den Keimungen in 12—30% Wasserstoff dieser nur wenig Einfluß hat, verzögert er dagegen bei Keimungen in 48% diese in erheblicher Weise, ja er hemmt sogar schon die Keimung der Scheibenfrüchte vollständig; indessen vermögen die Randfrüchte erst in 100% Wasserstoff nicht mehr zu keimen.

Tabelle 30.

Es waren gekeimt am:	in Luft		in 12% Wasserstoff		in 30% Wasserstoff		in 48% Wasserstoff		in 100% Wasserstoff	
	S	R	S	R	S	R	S	R	S	R
27. III. 11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28. 9 Uhr vorm.	1	3	—	1	—	—	—	—	—	—
28. 7 „ nachm.	1	8	—	10	—	8	—	—	—	—
29. 9 „ vorm.	2	14	—	18	—	19	—	1	—	—
29. 8 „ nachm.	3	23	—	20	—	20	—	1	—	—
30.	3	32	—	26	—	26	—	1	—	—
31.	3	45	—	32	—	33	—	3	—	—
1. IV.	3	49	—	35	—	39	—	4	—	—
3.	3	55	—	43	1	51	—	5	—	—
4.	3	55	2	45	2	52	—	5	—	—
5.	3	61	3	46	3	59	—	5	—	—
6.	3	66	—	54	3	76	—	5	—	—
7.	3	72	5	65	5	78	—	5	—	—
8.	3	74	6	67	7	79	—	5	—	—
14.	5	81	10	75	12	81	—	6	—	—
25.	12	83	14	86	17	92	3	31	—	1

Galinsoga parviflora. Keimversuch vom 25. III.—25. IV. 11 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Hieraus geht hervor, daß der Wasserstoff die Keimung der an und für sich schon langsamer und schlechter keimenden Scheibenfrüchte eher und in größerem Maße beeinflußt als die Randfrüchte, ebenso wie er bei *Dimorphotheca pluvialis* die der schneller und besser keimenden Scheibenfrüchte weniger verzögert. Bei Keimungen in 100% Wasserstoff erlischt weder die Keimkraft der Scheiben- noch die der Randfrüchte. Wurde nämlich selbst nach längerem Verweilen (nach vier Wochen) der Früchte in einem Keimraum mit höherem Wasserstoffgehalt, in dem sie nicht gekeimt waren, das Gas durch Luft ersetzt, so begann die Keimung dieser Früchte nach sehr kurzer Zeit (schon nach einem Tage). Bei den in Tabelle 30 aufgeführten Keimversuchen wurde der Wasserstoff am 23. IV. aus dem Versuchsraum heraus- und dafür Luft eingelassen. Die dadurch erzielten Keimwirkungen zeigen die Ergebnisse der am 25. IV. abgebrochenen Versuchsreihen. — Das Resultat eines anderen Versuches, bei dem die Früchte 16 Tage lang in 95 % Wasserstoff gelegen hatten und nichts gekeimt war, war nach weiterer 15tägiger Exposition in Luft, daß von den Scheibenfrüchten 10 %, von den Randfrüchten 55 % gekeimt waren.

Zusammenfassung.

1. Die intakten Randfrüchte keimen stets schneller und fast immer auch besser (in höherer Prozentzahl) als die Scheibenfrüchte, wie man die Früchte vor oder während der Keimung auch immer behandeln und durch äußere Reize auf sie einzuwirken versuchen mag.
2. Frische Samen keimen auch bei erhöhter Temperatur sehr langsam, die Scheibenfrüchte relativ langsamer als die Randfrüchte.
3. Herabsetzung der Keimtemperatur um mehrere Grade nach längerem Verweilen in erhöhter Temperatur beschleunigt die Keimung, die der Randfrüchte relativ mehr als die der Scheibenfrüchte.
4. Wird bei Keimung im natürlichen Licht die Keimtemperatur regelmäßig herabgesetzt, wenn Dunkelheit herrscht, d. h. nachts über, so tritt eine Hemmung in der Keimung ein.
5. Vorwärmen der Früchte in Wasser von 43 ° C. sowie längeres Lagern in Eis ist ohne Einfluß auf die verschiedene Keimung der beiderlei Früchte.
6. Teilweise oder gänzliche Entfernung der Fruchtschale fördert die Keimungsenergie und die Keimkraft, und zwar die der Scheibenfrüchte relativ mehr als die der Randfrüchte, doch wird der Keimunterschied am Anfang der Keimung selbst bei nackten Embryonen scheinbar nicht ganz aufgehoben.
7. Licht und Dunkelheit scheinen ohne Einfluß auf die Keimung der von der Fruchtschale befreiten beiderlei Früchte zu sein.
8. Sauerstoff beschleunigt die Keimung und zwar die der Scheiben- und Randfrüchte in fast gleichmäßiger Weise, steigend mit zunehmendem Sauerstoffgehalt des Keimraumes.
9. In Wasserstoff tritt die Keimung langsamer ein, die der Scheibenfrüchte mehr als die der Randfrüchte; jedoch vermag der Wasserstoff die Keimkraft beider Früchte nicht zu vernichten.

Layia (Heliantheae-Madinae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 250).

Alle von mir untersuchten Layia-Arten besitzen zweierlei Früchte, die bei den verschiedenen Spezies überall das gleiche Aussehen haben. Scheibenfrüchte sind länglich, kreisrund, an der ganzen Oberfläche mit feinen Härchen besetzt. Pappus aus einem Kreis weißer, ziemlich langer Borsten. (Fig. 8, *A*). Jedes Blütenköpfchen enthält etwa 60—70 von diesen Früchten. Randfrüchte von der Größe der Scheibenfrucht, doch breiter, kantig und an beiden Enden spitz. Sie haben eine konkav gebogene Form.

Oberfläche glatt, Pappus fehlt. Die Fruchtschale ist tiefschwarz und stark kohlenstoffhaltig. (Fig. 8, *B*). Alle Randfrüchte sind, wie Hoffmann schreibt, „von den eingebogenen Rändern des unteren Teiles der Hüllblätter völlig eingeschlossen". Die Anzahl dieser Früchtchen auf den einzelnen Köpfchen beträgt 9—14.

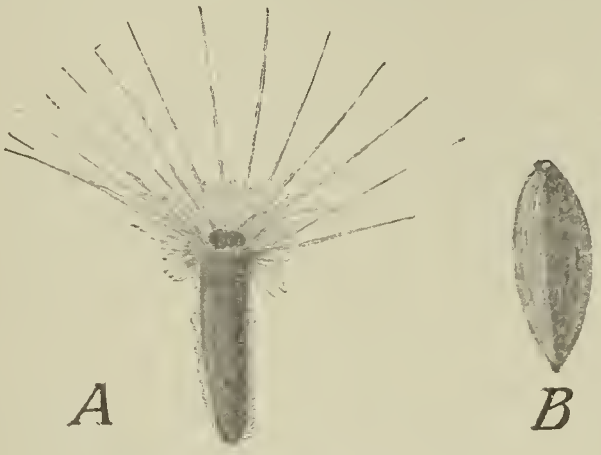


Fig. 8. *Layia elegans.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht ohne Hüllblatt. 5 mal vergr.

Layia elegans.

Die Tabelle 31 enthält das Keimergebnis im Licht zur Keimung gebrachter Scheiben- und Randfrüchte. Der Versuch wurde mit je 100 von Haage & Schmidt bezogenen Früchten angesetzt. Versuchsbeginn am 6. IV. 1910.

Tabelle 31.

Es waren gekeimt am:	im Licht S	im Licht R
6. IV. 10 7 Uhr nachm.	—	—
7. 9 „ vorm.	44	30
7. 1 „ nachm.	53	42
7. 7 „ „	66	58
8. 9 „ vorm.	83	82
8. 7 „ nachm.	86	85
9.	88	85
10.	89	87
11.	91	89
12.	92	90
13.	94	91
15.	94	92
18.	95	93
8. V.	95	93

Layia elegans. Keimversuch vom 6. IV. bis 8. V. 1910 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Die Scheibenfrüchte keimen schneller und etwas besser als die Randfrüchte. Bei anderen von Haage & Schmidt bezogenen Früchten keimten die Scheibenfrüchte zwar auch immer rascher, aber bei einem Versuche die Randfrüchte zum Schluß besser. (Keimverhältnis S : R = 87 : 94.) Keimversuche mit Früchten, die zwei Tage nach der Ernte ausgesät worden waren, ergaben dasselbe Resultat wie das der oben angeführten Tabelle, wenngleich sie auch im ganzen langsamer und schlechter keimten.

Layia platyglossa.

Die Scheibenfrüchte keimen im Licht schneller und besser als die Randfrüchte.

Layia heterotricha.

Die Scheibenfrüchte keimen im Licht rascher, aber in fast gleichhoher Prozentzahl wie die Randfrüchte.

Tabelle 32.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht					
	I *L. elegans*		II *L. platyglossa*		III *L. heterotricha*	
	S	R	S	R	S	R
9. XI. 10 7 Uhr nachm.	—	—	—	—	—	—
10. 9 „ vorm.	2	1	1	1	8	1
10. 7 „ nachm.	6	3	13	4	32	7
11. 9 „ vorm.	12	10	47	25	57	34
11. $6^{1}/_{2}$ „ nachm.	15	13	54	27	60	41
12. 9 „ vorm.	22	15	59	38	63	53
12. 8 „ nachm.	28	15	60	38	66	54
13. $11^{1}/_{2}$ „ vorm.	31	19	71	44	67	63
14.	42	26	81	53	71	66
15.	44	28	84	59	71	68
16.	47	31	85	64	71	69
17.	49	31	86	66	71	69
18.	49	32	87	70	71	69
20.	50	33	87	70	71	71
23.	51	34	87	72	71	71
25.	51	34	87	72	71	71
28.	54	34	87	72	71	71
6. XII.	57	35	87	72	71	71
12.	58	35	88	73	71	71
30. I. 11	58	35	88	74	72	71

Layia elegans, Layia platyglossa, Layia heterotricha. Keimversuch vom 9. XI. 1910 bis 30. I. 1911 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.
(I mit 200 S und 110 R, II mit 200 S und 73 R, III mit 200 S und 68 R.)

Layia glandulosa.

Die Scheiben- und Randfrüchte keimen im Licht anfangs fast gleich schnell, doch eilen nach einiger Keimdauer die Scheibenfrüchte den Randfrüchten voraus und keimen schließlich besser. (Keimverhältnis vier Wochen nach der Aussaat am 9. V. 1910: S : R = 88 : 72.)

Die verschiedene Keimung der Scheiben- und Randfrüchte der drei zuerst angeführten Arten ist in Tabelle 32 dargestellt.

Material vom 10. bis 12. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 9. XI. 1910.

Von *Layia elegans* wurden zu diesem Keimungsvergleichversuch 200 Scheiben- und 110 Randfrüchte, von *Layia platyglossa* 200 Scheiben- und 73 Randfrüchte, von *Layia heterotricha* 200 Scheiben- und 68 Randfrüchte verwandt.

Ein Vergleich des Keimverlaufs untereinander zeigt, daß beiderlei Früchte der *Layia heterotricha* eine größere Keimungsenergie besitzen als die der *Layia platyglossa,* und daß die Früchte der *Layia elegans* wieder in ihrer Keimung hinter denen der letzteren Art zurückbleiben. Was das Keimprozent anbetrifft, so ist dieses bei den Früchten der *Layia platyglossa* am größten und bei denen der *Layia elegans* wieder am kleinsten. Die Keimdifferenz zwischen Scheiben- und Randfrüchten ist bei denen der *Layia heterotricha* am geringsten und bei *Layia elegans* am größten.

Achyrachaena (Heliantheae-Madinae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 250).

Achyrachaena mollis Schauer.

Scheibenfrüchte 1 cm lang, keulenförmig, Oberfläche in der Längsrichtung mit 10 Rippen versehen, dunkelschwarz gefärbt; Pappus aus einem inneren Kreise von fünf großen und damit abwechselnd einem äußeren Kreise von fünf kleinen Schuppen. (Fig. 9, *A.*) Randfrüchte mit verkümmertem Pappus, sonst den Scheibenfrüchten ähnlich. (Fig. 9, *B.*) Sie sind von ihren Hüllblättern eingeschlossen. Die einzelnen Blütenköpfchen tragen 7—9 Randfrüchte und 4—6mal soviel Scheibenfrüchte.

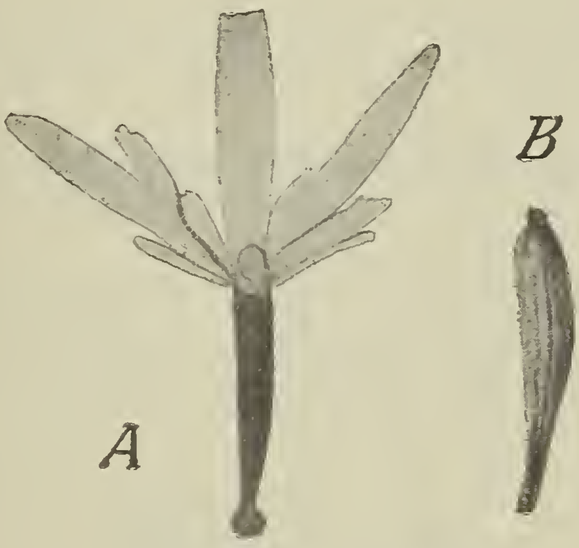


Fig. 9. *Achyrachaena mollis.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht ohne Hüllblatt. 3mal vergr.

Es wurden je 50 Scheiben- und Randfrüchte nach einstündiger Sterilisation im Licht zur Keimung gebracht.

Material aus dem bot. Garten zu Kopenhagen. Versuchsbeginn am 5. IV. 1910.

Das Keimergebnis dieses Versuches war, wie Tabelle 33 anzeigt, daß die Scheibenfrüchte viel schneller und besser keimten als die Randfrüchte. Da ich mit Material vom Sommer 1910 aus dem bot. Garten zu Münster dasselbe Resultat erzielte, kann diese verschiedene Keimung der zweierlei Fruchtformen als die normale bezeichnet werden.

Tabelle 33.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:		im Licht	
		S	R
6. IV. 10	9 Uhr vorm.	—	—
6.	7 „ nachm.	16	6
7.	9 „ vorm.	42	22
7.	7 „ nachm.	52	36
8.	9 „ vorm.	80	66
8.	7 „ nachm.	92	72
9.	9 „ vorm.	92	72
10.		94	74
11.		96	74
12.		100	74
16.		100	76
21.		100	78
29.		100	80
11. XI.		100	80
18.		100	82
25.		100	88
30. I. 11		100	88

Achyrachaena mollis. Keimversuch vom 5. IV. 1910 bis 30. I. 1911 mit je 50 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Chrysanthemum (Anthemideae-Chrysantheminae, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 277)..

Chrysanthemum segetum grandiflorum L.

Zwei verschiedenartige Früchte. Scheibenfrüchte walzenförmig mit 10 Längsrippen auf der Oberfläche, etwa 2—3 mm lang und 1 mm breit, Pappus verkümmert (Fig. 10, *A*). Randfrüchte größer, weniger rundlich als ellipsoidenförmig gebaut, ein wenig länger als breit, und es ist an den beiden Breitseiten die Fruchtschale in einen schmalen, kantigen Flügelrand ausgewachsen. Die Frucht, bei der eine Bauch- und Rückenseite zu unterscheiden ist, zählt auf der letzteren 3, auf der ersteren 5 Rippen. Fig. 10, *B* stellt eine Randfrucht auf dem Rücken liegend dar.

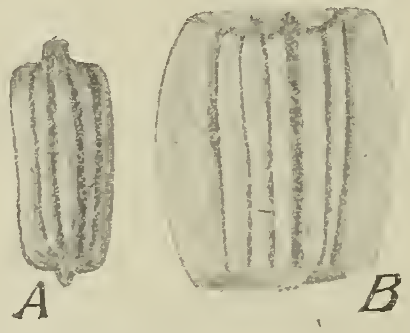


Fig. 10. *Chrysanthemum segetum grandiflorum.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht, auf dem Rücken liegend. 9mal vergr.

Tabelle 34 enthält die Ergebnisse zweier Keimversuche, die im Licht und im Dunkeln mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten am 29. XI. 1909 angesetzt wurden.

Die Keimung der Scheibenfrüchte erfolgt im Licht wie im Dunkeln schneller und besser als die der Randfrüchte. Lichtabschluß verzögert die Keimung beträchtlich und zwar die der beiderlei Früchte in fast gleicher Weise, doch wird das Keimprozent der Lichtkultur von S : R = 62 : 32 auf S : R = 53 : 16 herabgesetzt, d. h. die Randfrüchte im Dunkeln keimen in relativ niedriger Prozentzahl als die im Licht.

Tabelle 34.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
30. XI. 1909	—	—	—	—
1. XII.	4	—	2	—
2.	11	—	4	1
3.	21	3	4	1
4.	24	3	14	2
5.	31	4	18	2
6.	37	9	23	5
7.	43	11	26	7
8.	44	12	32	8
9.	44	14	33	9
10.	46	14	35	9
11.	48	15	36	11
12.	48	18	36	11
13.	49	19	38	11
14.	51	19	38	12
15.	53	20	38	12
16.	53	22	38	12
29.	57	25	39	12
13. I. 1910	58	25	40	13
10. V.	59	26	41	14
1. VIII.	59	28	41	14
19. X.	61	32	53	15
30. I. 1911	62	32	53	16

Chrysanthemum segetum grandiflorum. Keimversuch vom 29. XI. 1909 bis 30. I. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Mit einem weiteren Versuche, durch Zusatz von Knopscher Nährlösung und durch erhöhte Temperatur (im Thermostaten bei 28—32° C.) eine gleichmäßige Keimung der Früchte zu veranlassen, erzielte ich nur dasselbe Keimresultat, das Tabelle 34 für die Lichtkultur angibt, doch waren die Randfrüchte zum Schluß relativ besser gekeimt. (Keimverhältnis sechs Wochen nach der Aussaat am 15. I. 1910: S : R = 50 : 29.)

Ebenso schlug auch ein Versuch fehl, bei dem die Früchte vor der Aussaat 2 Stunden lang in 0,3 Mol. Salpetersäurelösung gelegen und nach genügender Abwaschung in Knopscher Nährlösung im Thermostaten (Temperatur 28—31° C.) zur Keimung ausgelegt worden waren. Es zeigte sich auch hier wieder, wie wir es schon bei gleicher Behandlung der Früchte von *Dimorphotheca pluvialis* (vergl. Seite 43—45 und Tabelle 10, sowie Kurventafel III) sahen, eine stark verzögernde Wirkung der Salpetersäure, ja es wurde die Keimung der Scheibenfrüchte so sehr verzögert, daß bei der im ganzen schlecht erfolgenden Keimung die Scheibenfrüchte sogar langsamer und schlechter als die Randfrüchte keimten.

Keimverhältnis nach der Aussaat:

nach 3 Tagen S:R = 1:4,
„ 7 „ S:R = 3:8,
„ 24 „ S:R = 6:12,
„ 4½ Wochen S:R = 7:19.

Chrysanthemum coronarium L.

Die Scheibenfrüchte dieser Art sind denen der *Chrys. seg. grandifl.* an Gestalt ähnlich, doch laufen sie spitzer zu und haben im Querschnitt die Form eines 4—6seitigen Vielecks. An der Konvexseite der leicht gebogenen Früchte befindet sich ein schmaler Flügel. Die Randfrüchte sind breiter und dreieckig, und es sind die drei Kanten in einen längeren Flugsaum ausgewachsen.

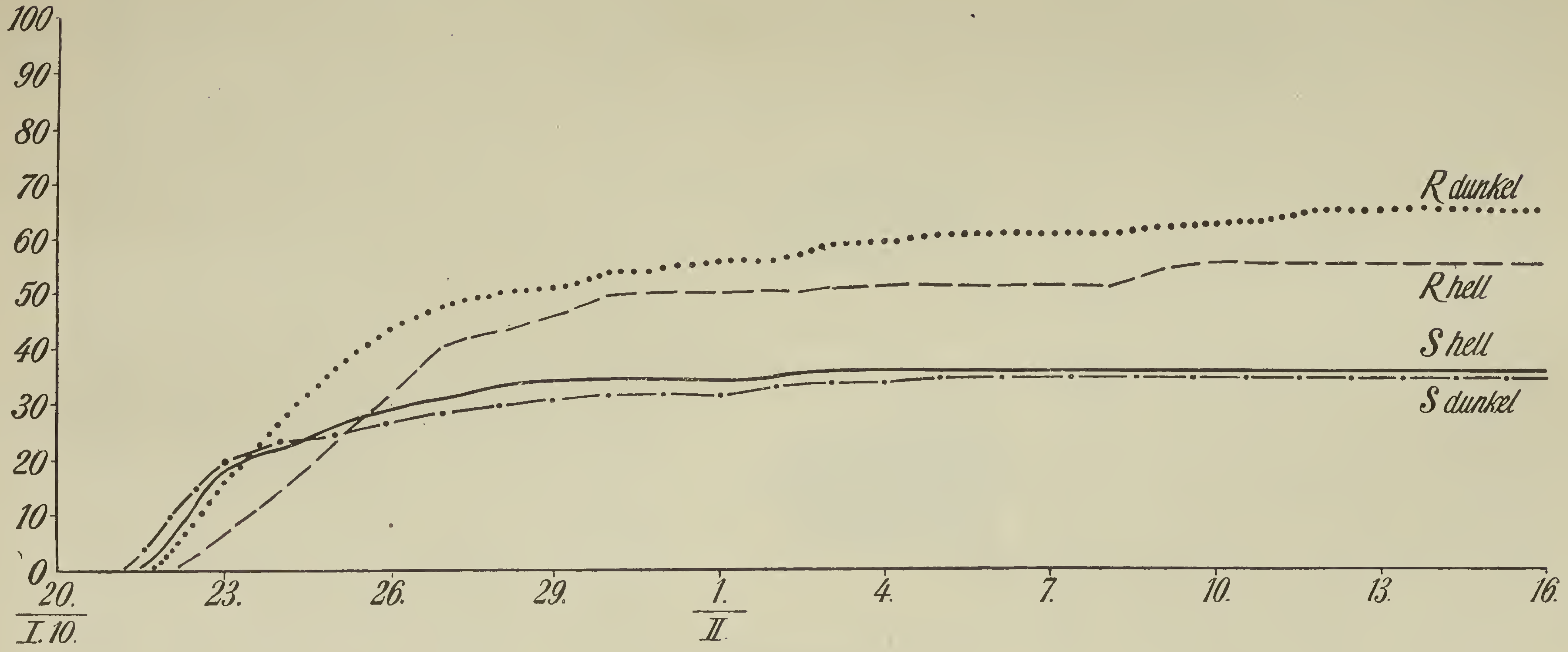
Tabelle 35.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
8. IV. 1911	—	—	—	—
9.	19	6	25	4
10. 9 Uhr vorm.	48	37	47	37
10. 7 „ nachm.	51	48	53	50
11.	57	55	56	56
12.	60	59	59	58
13.	62	59	62	61
14.	63	60	62	63
15.	65	60	63	65
19.	65	61	66	69
25.	67	62	68	70
29.	67	62	68	70
3. V.	67	62	70	70
10.	67	62	70	70

Chrysanthemum coronarium. Keimversuch vom 7. IV. bis 10. V. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

So ähnlich auch die Früchte der *Chrys. coronarium* denen der *Chrys. seg. grandifl.* sind, so verschieden ist doch ihre Keimung. Zwei mit Früchten aus verschiedenen Gärten angesetzte Versuche ergaben im allgemeinen das gleiche Resultat. Tabelle 35 ist das Ergebnis eines mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten im Licht und im Dunkeln ausgeführten Versuches, zu dem das Material am 17. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster gesammelt worden war. Die Früchte wurden vor der Aussaat ½ Stunde lang sterilisiert. Versuchsbeginn am 7. IV. 1911.

Die Randfrüchte keimen sowohl im Licht als auch im Dunkeln anfangs langsamer als die Scheibenfrüchte, holen diese aber bald



Kurventafel IV.

Chrysanthemum coronarium. Keimversuch vom 20. I. bis 16. II. 1910 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

ein und keimen dann rascher weiter, und es ist nach längerer Keimdauer das Keimprozent der Randfrüchte höher als das der Scheibenfrüchte. Die Keimung im Licht im Vergleich zu der im Dunkeln erfolgt in der Weise, daß die Scheibenfrüchte im Dunkeln zuerst schneller als im Licht und die Randfrüchte in Dunkelheit, wenn auch an den drei ersten Tagen fast gleich, so doch vom vierten Tage ab wieder rascher als im Licht keimen, und ferner die Scheibenfrüchte der Dunkelkultur nach kurzer, fast gleichmäßiger Keimung die der Lichtkultur überholen. Ebenso verhält es sich auch bei den Randfrüchten.

Fast genau den verhältnismäßig gleichen Keimverlauf erhielt ich bei einem Versuch, der mit je 100 von außerhalb bezogenen Scheiben- und Randfrüchten am 20. I. 1910 ausgeführt wurde, und dessen Ergebnis die Kurventafel IV darstellt.

Tabelle 36.

Es waren gekeimt am:	im Licht in %		im Dunkeln	
	S	R	S	R
13. IV. 1911	—	—	—	—
14. 10 Uhr vorm.	16	4	—	—
14. 9 „ nachm.	14	4	2	—
15.	20	8	4	2
16.	36	28	11	6
17.	46	36	15	7
19.	56	44	25	9
21.	68	48	33	13
23.	—	—	40	21
25.	70	58	52	37
29.	—	—	55	46
3. V.	76	62	67	50
10.	80	62	69	53

Chrysanthemum Myconis. Keimversuch vom 12. IV. bis 10. V. 1911 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.
Lichtversuch mit je 50, Dunkelversuch mit je 100 Früchten.

Chrysanthemum Myconis L.[1]

Die Scheiben- und Randfrüchte stimmen in ihrem Aussehen mit denen der *Chrys. seg. grandifl.* fast völlig überein, nur sind die Randfrüchte nicht so plattgedrückt wie die der letzteren, sondern etwas dicker.

Mit dieser Ähnlichkeit der beiderlei Fruchtformen der *Chrys. Myconis* und der *Chrys. seg. grandifl.* geht auch die Keimung Hand in Hand, indem die Scheibenfrüchte wie diese sowohl im Licht als auch im Dunkeln schneller und besser als die Randfrüchte keimen, und die Dunkelheit bewirkt, daß die dimorphen Früchte langsamer keimen und eine niedrigere Keimprozentzahl erreichen als die entsprechenden Früchte bei Keimung im Licht. Die verschiedenartige Keimung stellt Tabelle 36 dar, die das Ergebnis eines Keimversuches ist, der mit je 50 Scheiben- und Randfrüchten im Licht und mit je 100 im Dunkeln ausgeführt wurde. Die Früchte wurden vor der Aussaat 1/2 Stunde lang sterilisiert.

---

[1] Die Früchte der *Chrys. Myconis* gehen nach Hoffmann nicht aus ♀- und ☿-, sondern nur aus ☿-Blüten hervor. Doch ist diese Spezies der Zweckmäßigkeit wegen hier mit den anderen zusammengestellt.

Material vom 28. IX. und 8. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 12. IV. 1911.

Chrysanthemum viscosum L.

Die beiden Fruchtformen dieser einjährigen Pflanze sind an ihren Größenverhältnissen deutlich erkennbar. Von den Früchten der bisher behandelten Arten der Gattung *Chrysanthemum* durchaus verschieden, sind die Scheibenfrüchte flach zusammengedrückt und bogenförmig gekrümmt. Auf der Bauchseite besitzen sie einen ziemlich breiten, ungleichmäßig gebauten Flugsaum, der an dem oberen Ende in einen stacheligen Fortsatz ausgewachsen ist (Fig. 11, *A*). Die Randfrucht unterscheidet sich im wesentlichen dadurch von der Scheibenfrucht, daß ihr Rücken viel breiter und die Fruchtschale sehr fest gebaut ist. Letzterer trägt hauptsächlich drei borstenartige Fortsätze, einen längeren und zwei kürzere (Fig. 11, *B*). Die Anzahl der auf einem Blütenköpfchen vorhandenen Randfrüchte beträgt 19—21, und es ist die der Scheibenfrüchte durchschnittlich 8—9 mal so groß. (Mittel aus 9 Köpfchen.)

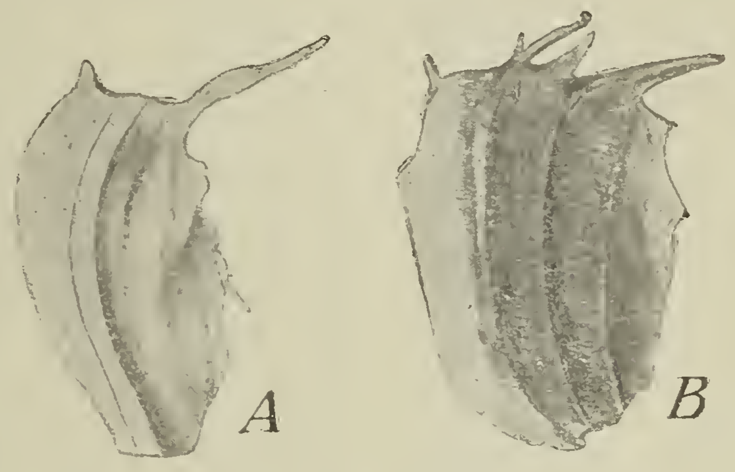


Fig. 11. *Chrysanthemum viscosum*.
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht. 7mal vergr.

Es wurde zu gleicher Zeit eine Licht- und eine Dunkelkultur und ein Versuch mit von der Fruchtschale befreiten Samen angesetzt, deren Keimergebnisse Tabelle 37 veranschaulicht. Zu den Licht- und Dunkelkulturen wurden je 100 Scheiben- und je 50 Randfrüchte, zu dem Versuche mit geschälten Früchten je 50 der zweierlei Früchte verwandt. Vor der Aussaat hatten alle Früchte 24 Stunden in Wasser gelegen, und es waren die intakten Früchte darauf 1/4 Stunde lang sterilisiert worden.

Material von Haage & Schmidt. Versuchsbeginn am 10. III. 1910.

Die Scheibenfrüchte keimen in erheblicherem Maße schneller und besser als die Randfrüchte, sowohl im Licht wie im Dunkeln. Lichtabschluß fördert die Keimung der Scheiben- und Randfrüchte so, daß Scheibenfrüchte im Dunkeln rascher, Randfrüchte rascher und besser keimen als im Licht (vergl. auch Tabelle 38). Die

Bedeutung der Fruchtschale dieser Früchte tritt bei Schälung derselben besonders hervor.

Die Samen keimen schneller und auch in höherer Prozentzahl, und die bei intakten Früchten sehr große Differenz in der Keimung der Scheiben- und Randfrüchte wird durch Entfernung der Fruchtschale bis auf einige Prozente ausgeglichen, wenn auch die Scheibenfrüchte im allgemeinen noch rascher keimen.

Tabelle 37.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	I. im Licht		II. im Dunkeln		III. im Licht, von der Fruchtschale entfernt	
	S	R	S	R	S	R
10. III. 10 6½ Uhr nachm.	—	—	—	—	—	—
11. 10 „ vorm.	—	—	—	—	20	2
11. 7 „ nachm.	—	—	—	—	42	12
12. 7½ „ vorm.	5	—	10	—	64	76
12. 7½ „ nachm.	6	—	36	—	76	86
13.	31	—	68	—	84	88
14.	49	—	76	—	88	88
15.	59	—	81	—	90	88
16.	64	—	86	9	94	88
17.	69	—	89	16	94	88
18.	73	—	91	16	96	90
19.	81	—	93	19	100	92
20.	84	4	93	28	100	92
21.	85	4	96	28	100	92
22.	86	4	96	31	100	92
23.	86	4	96	31	100	92
24.	86	4	96	35	100	92
25.	86	4	96	40	100	94
26.	89	4	96	50	100	94
4. IV.	91	12	96	78	100	98
8.	91	19	96	81	100	98
11.	93	23	96	81	100	98
18.	93	27	96	84		
25.	94	38	96	91		
6. V.	94	53	96	91		
20.	94	62	96	91		
25.	96	73	96	91		
25. VI.	96	73	96	94		
12. VII.	96	84	96	94		
12. VIII.	96	88	96	94		

Chrysanthemum viscosum. Keimversuch vom 10. III. bis 11. IV., bezw. bis 12. VIII. 1910 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten. I. und II. mit je 100 intakten Scheiben- und je 50 intakten Randfrüchten, III. mit je 50 von der Fruchtschale befreiten Scheiben- und Randfrüchten.

Bei dem in Tabelle 37 angeführten Versuche überholten merkwürdigerweise die Randfrüchte am 12. III. die Scheibenfrüchte, wurden aber am 15. III. von diesen wieder überholt, eine Erscheinung, die sich bei anderen derartigen Versuchen nicht wieder gezeigt hat.

Sauerstoff beschleunigt die Keimung der Scheibenfrüchte, scheint aber die Randfrüchte in ihrem Keimverlauf nicht zu beeinflussen. Es wurde nur ein Keimversuch in größerem Sauerstoffgehalt des Keimraumes angestellt, dessen Ergebnis in Tabelle 38 angegeben ist.

Der Licht- und Dunkelversuch wurde am 14. XI., der Sauerstoffversuch am 23. XI. 1910 angesetzt. Material vom 23. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster.

Wenn die Versuche auch nicht direkt zu vergleichen sind, da sie zu verschiedener Zeit ausgeführt wurden, so ergibt sich doch aus ihnen die beschleunigende Wirkung des Sauerstoffs auf die Scheibenfrüchte. (Man ziehe hierbei besonders in Betracht, daß die zu diesen Versuchen verwandten Früchte im Licht wie im Dunkeln sehr schlecht keimten.)

Tabelle 38.

Es waren gekeimt in °/₀ am:	im Licht		im Dunkeln		im Licht in 80 °/₀ Sauerstoff		Es waren gekeimt am:
	S	R	S	R	S	R	
16. XI. 10	—	—	—	—	3	—	25. XI. 10
17.	—	—	—	—	12	—	26.
18.	—	—	1	—	20	—	27.
19.	—	—	3	—	33	—	28.
20.	—	—	3	—	48	1	29.
21.	1	—	3	—	57	2	30.
22.	2	—	3	—	60	2	1. XII.
23.	2	—	4	—	61	3	2.
24.	2	—	5	—	62	3	3.
25.	2	—	6	—			
26.	2	—	8	—			
27.	2	—	8	—	62	4	6.
28.	5	—	9	—	62	5	7.
29.	7	—	10	—	62	6	8.
30.	8	—	10	2			
6. XII.	9	4	11	4			
7.	10	6	11	4			
12.	12	6	23	8			
28.	21	8	24	12			

Chrysanthemum viscosum. Keimversuch vom 16. XI. bis 28. XII. 1910 und vom 25. XI. bis 8. XII. 1910 mit Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten. Licht- und Dunkelversuch mit je 100 Scheiben- und je 50 Randfrüchten, Sauerstoffversuch mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten.

Auch nur ein Keimversuch wurde mit von der Fruchtschale befreiten Früchten in 84 °/₀ Sauerstoff ausgeführt. Es wurden je 50 Samen der beiderlei Früchte und als Kontrolle dazu für einen Keimversuch in Luft nur je 25 verwandt. Die Früchte hatten vor der Schälung und Aussaat 72 Stunden in Wasser gelegen.

Material vom 4. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 13. XII. 1910. Tabelle 39 gibt die Ergebnisse der verschiedenen Keimung nicht in Keimprozenten, sondern in der wirklichen Anzahl der Keimlinge an.

Da zu diesen beiden Versuchen einmal nur wenige Früchte verwandt und zweitens die Ergebnisse durch keine weiteren Versuche bestätigt wurden, können die Resultate nicht für ganz einwandfrei gehalten werden.

Obwohl nur ein einziger Versuch vorliegt, darf man das eine wohl mit Sicherheit behaupten, daß die Keimung in höherem Sauerstoffgehalt als in Luft bei den Samen der Randfrüchte langsamer und schlechter, bei denen der Randfrüchte, wenn auch nicht gerade langsamer, so doch nicht schneller erfolgt.

Tabelle 39.

Es waren gekeimt am:	im Licht			
	in Luft		in 84 $^0/_0$ Sauerstoff	
	$_{25}$S	$_{25}$R	$_{50}$S	$_{50}$R
14. XII. 10	—	—	—	—
15.	—	—	3	1
16.	1	2	6	1
17.	3	3	8	2
18.	4	4	13	2
19.	6	4	13	2
20.	8	4	13	2
21.	8	4	17	2
22.	8	4	20	3
23.	10	4	20	3
28.	13	4	22	3
31.	13	4	25	3

Chrysanthemum viscosum. Keimversuch vom 14. bis 31. XII. 1910 mit von der Fruchtschale befreiten Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten. Versuch in Luft mit je 25, in Sauerstoff mit je 50 Scheiben- und Randfrüchten.

Zusammenfassung der Keimergebnisse.

1. Die Scheibenfrüchte keimen merklich schneller und besser als die Randfrüchte.
2. Dunkelheit fördert die Keimung beiderlei Früchte.
3. Entfernung der Fruchtschale wirkt beschleunigend auf die Keimung, relativ mehr auf die der Randfrüchte als auf die der Scheibenfrüchte, und erhöht das Keimprozent beider Fruchtformen, so daß die Keimdifferenz der Samen viel geringer ist als die von intakten Früchten.
4. Sauerstoff beschleunigt die Keimung der intakten Scheibenfrüchte, wahrscheinlich nicht die der Randfrüchte; er verlangsamt die Keimung der von der Fruchtschale befreiten Randfrüchte und verhält sich den von der Fruchtschale befreiten Scheibenfrüchten gegenüber scheinbar indifferent.

Chrysanthemum frutescens L.

Diese Spezies bringt zwei ganz verschiedengestaltete Früchte hervor. Die Scheibenfrüchte besitzen eine längliche fast runde Form und werden nach der Mikropyle hin spitzer. Die Fruchtschale ist in einen kleinen röhrenförmigen Rand ausgewachsen. (Fig. 12, *A*.)

Die Randfrüchte sind im Gegensatz zu den Scheibenfrüchten an den beiden Längsseiten von einem breiten, gewölbten und ausgehöhlten, beiderseits halbkreisartig geformten Flügel umgeben, der als ganzes einen Teil einer Kugeloberfläche darstellt. Die Fruchtschale ist in der Längsrichtung der Frucht in eine scharfe, schmalere Kante ausgewachsen. (Fig. 12, *B*).

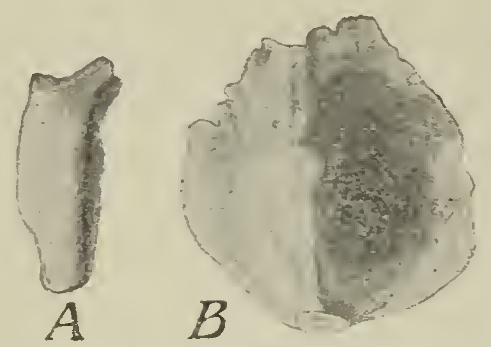


Fig. 12. *Chrysanthemum frutescens.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht. 7 mal vergr.

Tabelle 40.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
24. I. 10	—	—	—	—
25.	2	—	4	—
26.	4	—	4	—
27.	6	—	6	—
28.	7	—	6	—
29.	11	—	8	—
30.	13	—	9	—
31.	17	—	9	—
1. II.	18	—	12	—
2.	19	—	13	—
3.	21	—	13	—
4.	23	—	14	—
5.	23	—	15	—
6.	26	—	18	—
7.	27	—	18	—
8.	28	—	19	—
9.	31	—	19	—
10.	33	—	19	—
15.	36	—	19	—
20.	36	—	25	—
25.	40	—	29	—
1. III.	40	2	29	—
1. IV.	44	2	30	—
1. V.	49	2	30	—
1. VIII.	49	2	31	1
15. IX.	53	3	31	1
19. X.	56	5	31	1
1. XII.	59	5	31	1
30. I. 11	59	5	31	1

Chrysanthemum frutescens. Keimversuch vom 20. I. 1910 bis 30. I. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Es wurden je 100 Scheiben- und Randfrüchte im Licht und im Dunkeln zur Keimung ausgelegt. Dieselben waren vor der Aussaat eine Stunde lang sterilisiert worden.

Versuchsbeginn am 20. I. 1910.

Es stellte sich bei der Keimung heraus, daß die Scheibenfrüchte viel schneller und bei weitem besser als die Randfrüchte keimen, und daß Dunkelheit die Keimung der Scheibenfrüchte verzögert, die der Randfrüchte sogar fast hemmt.

Chrysanthemum carinatum album.

Früchte denen der *Chrysanthemum viscosum* ähnlich, nur im ganzen kleiner. Scheibenfrüchte gerade, langgestreckt, plattgedrückt und zu beiden Längsseiten mit einem schmalen Flugsaum versehen. Die Randfrüchte haben die Form der entsprechenden Frucht von *Chrysanthemum viscosum*, die Fruchtschale besitzt indessen keine borstenartigen Fortsätze, nur ist sie an ihrer Innenseite in einen langen, dreieckigen, scharfkantigen Kiel ausgewachsen.

Je 100 Scheiben- und Randfrüchte wurden am 25. I. 1910 nach einstündiger Sterilisation im Licht zur Keimung ausgelegt.

Es waren gekeimt

am 28. I von den S 23;
„ „ R 14;
am 30. I. „ „ S 36,
„ „ R 21;
am 3. II. „ „ S 51,
„ „ R 29;
am 12. II. „ „ S 60,
„ „ R 42;
am 23. III. bei Abbruch dieses Versuches 61 S und 45 R.

Aus den Keimresultaten geht hervor, daß die der *Chrysanthemum viscosum* ähnlich gestalteten Früchte im Licht in derselben Weise wie diese keimen. Die Scheibenfrüchte keimen schneller und besser als die Randfrüchte. Mit Material vom 21. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster erzielte ich dasselbe Resultat.

(Keimverhältnis am 15. VI. 1911, d. h. zwei Monate nach der Aussaat S : R = 62 : 45.)

Chardinia Desf. (**Cynareae-Carlininae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. IV. Teil. Abt. 5. S. 315).

Chardinia xeranthemoides Desf.

Zwei durchaus verschieden gestaltete Fruchtformen. Scheibenfrüchte 1 cm lang, von der Gestalt einer Rübe, Oberfläche mit zahlreichen an der Mikropyle zusammenlaufenden Rippen. Frucht am Grunde fein behaart, trägt am anderen Ende einen Schopf aus zehn fast $1^1/_2$ cm langen Pappusschuppen. Randfrüchte ebenso lang, aber plattgedrückt, glatt, an den Seitenrändern mit einem ziemlich breiten, fein gezähnten Flügel versehen, der an dem oberen Ende nicht die ganze Frucht umzieht. Mitten über die Fruchtschale läuft auf der Innenseite eine schmale, scharfkantige Rippe, die an der offenen Stelle des Seitenflügels mit einem auf der Frucht senkrecht stehenden dornartigen Fortsatz endet. Pappus nicht vorhanden.

(Vergl. hierzu in dem oben genannten Teil von Engler-Prantl die Abbildungen der beiden Früchte auf S. 114, Fig. 71, *H.* u. *G.*)

Tabelle 41, das Ergebnis eines am 7. IV. 1910 mit je 100 Scheiben- und Randfrüchten (Material von Haage und Schmidt) im Licht angesetzten Keimversuches, zeigt, daß die Scheibenfrüchte viel rascher als die Randfrüchte keimen, daß nach einiger Zeit diese indessen die ersteren in der Keimung überholen und besser keimen.

Ein anderer Versuch mit 50 Scheiben- und 25 Randfrüchten, die vom 27. VII. bis 9. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster eingeerntet und nach $^1/_2$ stündiger Sterilisation am 3. II. 1911 im Licht und im Dunkeln ausgesät worden waren, ergab folgenden in Tabelle 42 enthaltenen Keimverlauf.

Tabelle 41.

Es waren gekeimt am:		im Licht	
		S	R
9. IV. 10	9 Uhr vorm.	—	—
9.	9 „ nachm.	10	3
10.		63	28
10.		69	33
11.		78	49
11.		79	60
12.		82	79
12.		83	80
13.		83	88
14.		84	89
15.		85	90
25.		85	91
1. V.		85	93
6.		85	95
9.		85	95

Chardinia xeranthemoides. Keimversuch vom 7. IV.—9. V. 10 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Die Scheibenfrüchte keimen im Licht schneller und besser als im Dunkeln, während die Keimung der Randfrüchte im Licht und Dunkeln scheinbar gleich verläuft. (Die Anzahl der Keimlinge von Randfrüchten war zu gering, als daß ein sicheres Urteil über ihren Keimverlauf abgegeben werden könnte.) Wie stark die Fruchtschale beiderlei Früchte die Keimung verzögert, ersieht man daraus, daß die Samen, nachdem die Fruchtschale am 16. II. von den bis dahin nicht gekeimten Früchten entfernt worden war, plötzlich eine starke Keimbeschleunigung erfuhr. — In Tabelle 42 sind die Zahlen vom 16. II. ab wieder die Prozentzahlen der Keimlinge von den geschälten Früchten. Es lagen in Wirklichkeit zur Keimung aus: im Licht 25 Samen der Scheiben- und 20 der Randfrüchte; im Dunkeln 39 Samen der Scheiben- und 21 der Randfrüchte. — Der Grund dafür, daß die Samen der Scheibenfrüchte im Dunkeln in Tabelle 42 schneller keimen, ist darin zu suchen, daß die Anzahl der zur Keimung ausgesäten Samen der Scheibenfrüchte im Dunkeln mehr als das $1^1/_2$ fache von denen der Lichtkultur beträgt. Tatsächlich keimen die Samen im Licht schneller und besser als im Dunkeln, wenn auch der Unterschied in der Keimzahl der beiderlei Früchte durch Befreiung derselben von der Fruchtschale bedeutend verringert wird.

Tabelle 42.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht		im Dunkeln		
	S	R	S	R	
5. II. 11	—	—	—	—	
6.	4	—	—	—	
7.	10	—	—	—	
8.	18	—	—	—	
9.	20	—	—	—	
10.	26	—	2	—	
11.	28	—	2	—	
12.	28	—	4	4	
13.	32	—	4	4	
14.	32	4	6	8	
15.	32	4	10	8	
	Früchte geschält				
16. 7 Uhr nachm.	—	—	3	—	
17. 10 „ vorm.	16	10	28	—	
17. 7 „ nachm.	44	30	62	24	
18.	56	55	62	48	
19.	60	65	64	48	
20.	68	65	64	55	
24.	68	70	64	60	
4. III.	72	70	64	60	
	im Dunkeln im Thermostaten				Temperatur in C°
5.	72	70	64	60	25°
11.	72	75	64	60	34°
13.	80	75	67	60	
16.	100	85	67	60	
17.	100	85	74	60	
19.	100	85	82	60	
22.	100	85	87	60	
26. IV.	100	85	87	60	

Chardinia xeranthemoides. Keimversuch vom 3. II.—26. IV. 11 mit je 50 Scheiben- (S) und je 25 Rand- (R) Früchten. (Vergl. Text).

Zusammenfassung.

1. Die Scheibenfrüchte keimen schneller als die Randfrüchte, diese nach längerer Keimdauer aber in höherer Prozentzahl.

2. Dunkelheit verzögert die Keimung der intakten Scheibenfrüchte, ist aber scheinbar ohne Einfluß auf die der intakten Randfrüchte. Die Keimung der von der Fruchtschale befreiten Scheiben- und Randfrüchte erfolgt bei Lichtabschluß langsamer.

3. Entfernung der Fruchtschale von den beiderlei Früchten erhöht die Keimungsenergie und die Keimkraft und verringert so die Keimdifferenz.

b) Pflanzen, deren Früchte aus gleichartigen Blüten, d. h. aus lauter ♀ oder aus lauter ☿, hervorgehen.

1. Pflanzen mit verschiedenartigen Früchten aus ♀-Blüten.

Calendula L. (**Tubuliflorae-Calendulae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 304.)

Unter den polymorphen Früchten der Gattung *Calendula* lassen sich deutlich drei Haupttypen unterscheiden, die De Candolle (S. 451) in seinem Prodromus und noch genauer, unter Hinzufügung mehrerer Abbildungen, Lundström (S. 73 ff.) schon beschrieben hat, und über die ich hier deshalb nur eine kurze Übersicht geben möchte.

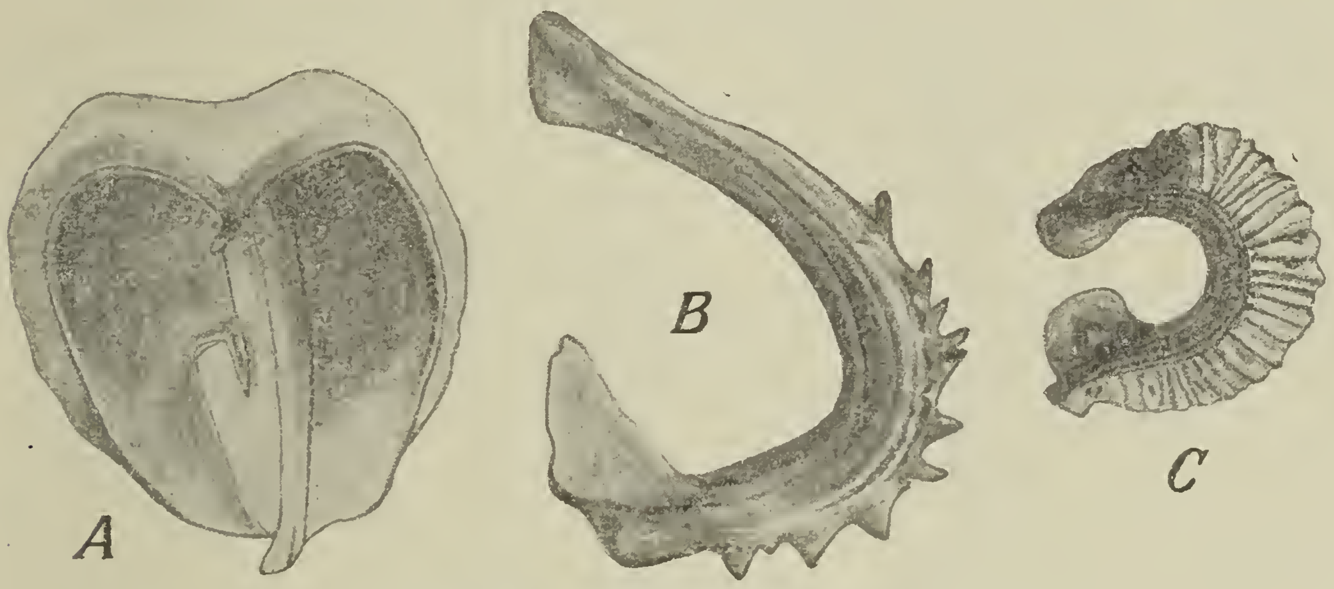


Fig. 13. *Calendula eriocarpa.*
A Flugfrucht. *B* Hakenfrucht. *C* Larvenfrucht. 5mal vergr.

Die aus den ♀-Zungenblüten der verschiedenen Arten der Gattung *Calendula* hervorgehenden Achänien stehen auf den einzelnen Blütenköpfchen in einer Spirale mit $^3/_8$ Divergenz. Von den drei Fruchtformen sitzt die eine gegen die Mitte des Köpfchens zu, sie werden „Larvenfrüchte" genannt, eine zweite, die „Hakenfrüchte", mehr am Rande, und schließlich die dritte, die „Flugfrüchte", zwischen den Haken- und Larvenfrüchten. Alle Früchte sind mehr oder weniger nach der Mitte des Blütenköpfchens zu gekrümmt. Das Aussehen der bei den mannigfachen Arten ähnlichen dreierlei Achänien habe ich durch Zeichnungen der Früchte der *Calendula eriocarpa* wiedergegeben.

Die im Querschnitt rundlichen Hakenfrüchte (Fig. 13, *B*) sind ziemlich stark einwärts gebogen und tragen auf dem Rücken spitze Stacheln. Ihre Fruchtschale ist zu einem kurzen schnabelartigen Fortsatz verlängert.

Die Flugfrüchte (Fig. 13, *A*) haben durch Auswachsen der Fruchtschale an beiden Längsseiten der gebogenen Frucht zu einem hohlen Flügel die Form einer Schale erhalten, in der die eigentliche Frucht liegt. Der Flügelrand ist nach einwärts ein wenig umgebogen. Die Oberfläche ist glatt und kahl.

Die Larvenfrüchte (Fig. 13, *C*), so genannt, weil sie in unreifem, grünem Zustande den Larven von gewissen Insekten sehr ähnlich sind — wie Lundström in seiner oben erwähnten Abhandlung angibt —, sind am stärksten nach innen gekrümmt und fast rund, zuweilen sogar völlig in sich geschlossen, ungeflügelt und ungeschnäbelt, und es ist der Rücken ihrer Fruchtschale ring- oder wellenförmig gefaltet.

Außer den beschriebenen drei Haupttypen der Fruchtformen kommen zwei Übergangsformen vor, so zwischen den Larven- und Flugfrüchten einerseits und den Flug- und Hakenfrüchten andererseits, indem bei den beiden zuletzt genannten die Flugfrüchte auf dem Rücken die spitzen Stacheln der Hakenfrüchte tragen oder die Hakenfrüchte das Flugwerkzeug der Flugfrüchte besitzen, und ferner bei den ersteren die Larvenfrüchte von einem schmalen Flügel umgeben sind.

Tabelle 43.

Es waren gekeimt am:	im Licht		
	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.
19. I. 1910	—	—	—
20.	8	3	2
21.	27	17	9
22.	41	21	20
23.	48	29	23
24.	52	33	23
25.	57	36	24
26.	58	39	27
27.	63	42	34
28.	67	44	38
29.	70	46	39
30.	71	50	40
31.	74	51	44
1. II.	74	53	45
4.	75	55	46
10.	76	58	51
20.	79	61	54
1. III.	80	65	57
22. IV.	82	66	65
10. V.	82	66	65
19. X.			78

Calendula eriocarpa. Keimversuch vom 18. I. bis 10. V. 1910 mit je 100 Flug-, Haken- und Larvenfrüchten.

Zu den späteren Keimversuchen wurden Übergangsformen nicht verwandt.

Die dreierlei Früchte reifen augenscheinlich nicht zu gleicher Zeit, sondern die Larvenfrüchte meist zuerst, dann folgen die Flug- und zuletzt erst die Hakenfrüchte.

Die Anzahl der auf einem Köpfchen stehenden trimorphen Formen ist bei den einzelnen Spezies verschieden.

Was die Größe der Embryonen der Flug-, Haken- und Larvenfrüchte anbelangt, so sind die der Larvenfrüchte am kleinsten, die der Flug- und Hakenfrüchte sind fast gleich groß, aber viel dicker als die der Larvenfrüchte.

Calendula eriocarpa.

Auf sie bezieht sich die für die ganze Gattung gegebene Beschreibung.

Auf den Blütenköpfchen sind stets mehr Haken- als Larvenfrüchte vorhanden, und diesen wieder stehen die Flugfrüchte an Zahl nach.

Zur Keimung im Licht wurden am 18. I. 1910 je 100 der dreierlei Früchte, die $^3/_4$ Stunde sterilisiert worden waren, auf Fließpapier gelegt.

Material von Benary. Tabelle 43 gibt das Ergebnis der Keimung an.

Die Flugfrüchte keimen viel schneller und besser als die Haken- und Larvenfrüchte und die Hakenfrüchte wieder schneller als die letzteren. Nach längerer Keimdauer holen die Larvenfrüchte die Hakenfrüchte in der Anzahl der Keimlinge ein. Dasselbe Resultat erhielt ich auch bei Wiederholungsversuchen mit Material aus dem bot. Garten zu Münster.

Um die Bedeutung der Fruchtschale bei der Keimung dieser Früchte zu prüfen, wurden je 25 der Flug-, Haken- und Larvenfrüchte, nachdem sie 48 Stunden in Wasser gelegen hatten, von der Fruchtschale sehr vorsichtig befreit und im Licht am 13. II. 1911 ausgesät. Die Anzahl der gekeimten Samen ist in Tabelle 45, I enthalten. Wenn auch bald die einen, bald die anderen um ein bis wenige Prozente in der Keimung zurückbleiben, so ist doch im großen und ganzen der Keimverlauf derselbe, ein Beweis, wie die Fruchtschale, besonders die der Larvenfrüchte, die Keimung der Embryonen verzögert. Leider war es mir wegen der teilweise schwierigen Entfernung der Fruchtschale nicht möglich, in kurzer Zeit — wie es wegen der bald nach dem Schälen erfolgenden Keimung der Embryonen erforderlich ist — eine größere Anzahl von Früchten zu schälen und zur Keimung auszusäen, wodurch das Keimergebnis natürlich genauer ausgefallen wäre. Mehrfache Wiederholungsversuche bestätigten jedoch immer diesen großen Einfluß der Fruchtschale auf die Keimung, so daß dadurch mir der Keimverlauf klargelegt erschien.

Um den evtl. verschiedenen Einfluß des Sauerstoffs auf die Keimung zu untersuchen, wurden je 100 der dreierlei Früchte in 80% Sauerstoff zur Keimung ausgelegt und dazu als Kontrolle in Luft wegen Mangels an demselben Material nur 37 Flug-, 36 Haken- und 70 Larvenfrüchte. Alle Früchte waren $^3/_4$ Stunden lang sterilisiert worden.

Material vom 12. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 7. XII. 1910.

Der stark fördernde Einfluß des Sauerstoffs auf die Keimung aller drei Fruchtformen und zwar relativ mehr auf die der Haken-

und Larvenfrüchte als auf die der Flugfrüchte ist aus Tabelle 44 zu ersehen.

Tabelle 44.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht					
	in Luft			in 80 % Sauerstoff		
	Flugfr.	Hakenfr.	Larvfr.	Flugfr.	Hakenfr.	Larvfr.
8. XII. 10 7 Uhr nachm.	—	—	—	—	—	—
9. 9 „ vorm.	—	—	—	1	2	—
9. 7 „ nachm.	5	3	—	7	7	1
10. 9 „ vorm.	11	3	—	21	15	7
10. 7 „ nachm.	11	3	1	28	29	12
11.	19	6	1	44	43	22
12.	24	6	1	54	55	30
13.	24	8	3	64	65	33
14.	32	8	4			
16.	43	8	6	77	68	32

Calendula eriocarpa. Keimversuch vom 7. bis 16. XII. 1910 mit Flug-, Haken- und Larvenfrüchten. Luftversuch mit 37 Flug-, 36 Haken- und 70 Larvenfrüchten, Sauerstoffversuch mit je 100 der dreierlei Früchte.

Aus Tabelle 45 ergibt sich, wie indifferent reiner Sauerstoff auf die Keimung der von der Fruchtschale sehr vorsichtig befreiten Früchte wirkt. Die Versuche, die die Ergebnisse der Tabelle 45 lieferten, wurden mit je 25 Früchten, die 48 Stunden vor der Schälung in Wasser gelegen hatten, ausgeführt.

Tabelle 45.

Es waren gekeimt am:	im Licht Früchte von der Fruchtschale befreit					
	I in Luft			II in 100 % Sauerstoff		
	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.
13. II. 11	—	—	—	—	—	—
14. 9 Uhr vorm.	—	—	—	—	—	—
14. 6 „ nachm.	2	1	—	2	—	—
15. 9 „ vorm.	6	5	5	6	2	4
15. 5 „ nachm.	8	7	7	9	6	8
16. 9 „ vorm.	11	11	11	12	14	10
16. 7 „ nachm.	15	13	13	14	15	11
17. 10 „ vorm.	16	18	16	17	21	15
17. 7 „ nachm.	20	21	17	17	23	15
18. 9 „ vorm.	22	23	19	18	23	18
19.	23	24	21	21	23	21
20.	23	25	23	21	23	21
21.	24	25	23	21	23	21
23.	24	25	23	22	24	21

Calendula eriocarpa. Keimversuch vom 13. bis 23. II. 1911 mit je 25 von der Fruchtschale befreiten Flug-, Haken- und Larvenfrüchten.

Material vom 4. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster.

Trotz der wegen der geringen Anzahl der verwandten Samen zu erwartenden ungenauen Ergebnisse verlief die Keimung der dreierlei Samen ziemlich gleichmäßig. Nach der Anzahl der Keimlinge ist eher eine Verzögerung in der Keimung bei dem Sauerstoffversuch zu ersehen als eine Beschleunigung. Auch diese Erscheinung wurde durch einen Wiederholungsversuch bei Keimung in 60 $^{0}/_{0}$ und in 100 $^{0}/_{0}$ Sauerstoff bestätigt.

In etwas anderer Weise verlief die Keimung bei einem einzigen Versuche vom 11. I. 1911 mit intakten Früchten vom 12. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Es keimten bei diesem Versuche nämlich nicht die Flug-, sondern die Hakenfrüchte am schnellsten und besten, dann folgten die Flug- und in viel geringerer Anzahl die Larvenfrüchte. Als ich Früchte dieses Materials von ihrer Fruchtschale befreite und so keimen ließ, erfolgte die Keimung wieder wie in früheren Fällen, indem die dreierlei Samen ziemlich gleichmäßig keimten.

Tabelle 46.

Es waren gekeimt am:	im Licht			im Licht von der Fruchtschale befreit		
	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.
19. II. 10	—	—	—	—	—	—
20. 12 Uhr mittags	3	—	—	15	23	27
20. 7 „ nachm.	5	3	—	34	38	35
21. $8^{1}/_{2}$ „ vorm.	9	7	3	42	43	41
21. 7 „ nachm.	15	9	6	44	43	45
22.	19	15	8	44	43	45
23.	25	20	13	45	43	45
24.	28	22	13	45	43	45
25.	28	23	16	45	43	45
26.	30	23	18	45	43	45
27.	30	23	19			
28.	30	23	21			
4. III.	30	23	24			
15.	31	24	26			
4. IV.	31	25	27			
31. V.	31	25	29			
19. X.	31	25	29			

Calendula officinalis. Keimversuch vom 19. II. bis 26. II. bezw. bis 19. X. 1911 mit je 50 intakten und je 50 von der Fruchtschale befreiten Flug-, Haken- und Larvenfrüchten.

Calendula officinalis L.[1]

Ihre trimorphen Achänien haben die Gestalt und das Aussehen derer von *Calendula eriocarpa,* nur sind die Samen der Flugfrüchte bei *Calendula officinalis* im allgemeinen dicker und der Flügel derselben kleiner. Die Anzahl der verschiedenartigen Früchte in einem Köpfchen ist annähernd gleich.

Es wurden je 50 intakte Flug-, Haken- und Larvenfrüchte und je 50 von der Fruchtschale befreite im Licht ausgesät. Material von Benary. Versuchsbeginn am 19. II. 1910. Die intakten Früchte waren vor der Aussaat 1 Stunde lang sterilisiert worden.

---

[1] Siehe Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 304. Fig. 140, *H—O.*

Die Keimergebnisse dieses Versuches bringt Tabelle 46.

Das Keimverhältnis ist bei den intakten Früchten dasselbe wie bei den von *Calendula eriocarpa.* Die Flugfrüchte keimen am schnellsten und besten, dann folgen die Haken- und schließlich die Larvenfrüchte. Nach längerer Keimdauer holen auch bei dieser Spezies die Larvenfrüchte die Hakenfrüchte ein und keimen zum Schluß besser als diese. Die Entfernung der Fruchtschale ruft eine erhebliche Keimbeschleunigung hervor, die Samen keimen durchweg in höherer Prozentzahl, auch verläuft die Keimung mit Ausnahme des ersten Keimtages, an dem die Samen der Flugfrüchte langsamer keimen, ziemlich gleichmäßig.

Tabelle 47.

Es waren gekeimt am:	im Licht		
	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.
19. I. 10	—	—	—
20.	10	10	5
21.	26	22	12
22.	36	32	19
23.	41	38	23
24.	46	43	25
25.	50	45	29
26.	51	49	31
27.	53	50	37
28.	53	52	37
29.	54	53	38
30.	54	55	38
31.	55	57	39
1. II.	55	59	39
5.	55	61	41
8.	57	62	41
12.	57	65	43
15.	58	69	44
20.	58	72	44
25.	61	74	45
1. III.	63	75	46
20.	65	78	49
14. IV.	66	78	49
10. V.	66	78	51
19. X.			56

Calendula stellata. Keimversuch vom 18. I. bis 10. V. 10 mit je 100 Flug-, Haken- und Larven-Früchten.

Calendula stellata Cav.

Die verschiedenartigen Früchte gleichen im großen und ganzen denen der *Cal. eriocorpa.*

Es wurden je 100 von ihnen, nachdem sie $^3/_4$ Stunden sterilisiert worden waren, im Licht ausgesät.

Versuchsbeginn am 18. I. 1910. Das Keimergebnis ist in Tabelle 47 enthalten.

Es keimen auch bei dieser Art die Flugfrüchte schneller als die Hakenfrüchte und diese wieder rascher als die Larvenfrüchte, doch bleiben die Flugfrüchte nach einiger Zeit in der Keimzahl hinter den Hakenfrüchten zurück.

Keimverhältnis am 10. V. 1910:

Flugfr.:	Hakenfr.:	Larvenfr.:
66	78	51

Calendula microphylla.

Auch die dreierlei Fruchtformen dieser Spezies sind denen der *Cal. eriocarpa* sehr ähnlich. Sämtliche Flugfrüchte sind bei dieser Art auf dem Rücken mit spitzen Stacheln versehen, und es ist der Schnabel der Hakenfrüchte stark verlängert.

Tabelle 48.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht		
	Flugfr.	Hakfr.	Larvfr.
9. III. 10	—	—	—
10.	2	4	—
11.	4	8	2
12.	10	19	2
13.	14	25	2
14.	16	26	2
15.	16	27	2
16.	19	28	2
17.	21	29	2
18.	21	30	3
19.	24	30	3
20.	24	32	6
21.	25	34	6
22.	25	39	8
23.	25	41	8
26.	27	43	8
4. IV.	31	44	10
14.	32	47	10
10. V.	32	48	13

Calendula microphylla. Keimversuch vom 7. III. bis 10. V. 10 mit 100 Flug-, 100 Haken- und 80 Larvenfrüchten.

Die Keimung der Früchte im Licht verläuft in der Weise, daß die Hakenfrüchte stets schneller und besser keimen als Flug- und Larvenfrüchte, und die Flugfrüchte wieder rascher und in höherer Prozentzahl als Larvenfrüchte. Man vergleiche hierzu Tabelle 48, das Ergebnis eines mit je 100 Flug- und Haken- und 80 Larvenfrüchten ausgeführten Versuches.

Calendula suffruticosa Vahl.

Alle Achänien kleiner als die der *Cal. eriocarpa,* ferner die Seitenkanten der Flugfrüchte nicht zu einer hohlen Schale, sondern in einen ebenen oder nur wenig gebogenen, eingeschnittenen und gezähnten Flügel und die Innenseite der Fruchtschale in der Längsrichtung zu einer scharfkantigen, unregelmäßig gestalteten Wand ausgewachsen. Hakenfrüchte gerade oder wenig gekrümmt und langschnäbelig. Die Larvenfrüchte besitzen dieselbe Form wie die der *Cal. eriocarpa.*

Zur Keimung wurden 95 Flug-, 60 Haken- und 100 Larvenfrüchte in eine Glasschale auf Fließpapier gelegt.

Material vom 12. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Die Früchte waren vor der Aussaat $^3/_4$ Stunden sterilisiert worden. Versuchsbeginn am 7. XII. 1910.

Das Keimverhältnis von Flugfr. : Hakenfr. : Larvenfr. war:

am 9. XII. = 9 : 3 : 2;
„ 10. XII. = 33 : 18 : 5;
„ 11. XII. = 46 : 30 : 5;
„ 12. XII. = 57 : 42 : 11;
„ 15. XII. = 69 : 58 : 26;
„ 20. XII. = 79 : 65 : 44;
„ 30. XII. = 92 : 81 : 68;
und bei Abbruch des Versuches am 30. I. 1911 = 96 : 93 : 88.

Der Keimverlauf ist derselbe wie der der verschiedenen Früchte der *Cal. eriocarpa.* Bei Keimung im Licht und im Dunkeln zeigte sich kaum ein Unterschied.

Zusammenfassung.

1. Es keimen bei *Calendula eriocarpa, officinalis, stellata* und *suffruticosa* die Flugfrüchte schneller und meist auch besser als die Haken- und Larvenfrüchte, und es bleiben die letzteren wiederum in der Keimung hinter den Hakenfrüchten zurück.
2. Bei *Calendula microphylla* zeigen die Hakenfrüchte die größere Keimungsenergie und Keimkraft, so daß die Flugfrüchte in der Keimung die Mittelstellung zwischen den Haken- und Larvenfrüchten einnehmen.
3. Entfernung der Fruchtschale hat einen fast gleichmäßigen Keimverlauf der dreierlei Fruchtformen zur Folge.
4. Größerer Sauerstoffgehalt des Keimraumes beschleunigt die Keimung der völlig intakten Früchte, ist aber fast ohne Einfluß auf die Keimung der von der Fruchtschale befreiten (nur bei *Cal. eriocarpa* untersucht).

2. Pflanzen mit verschiedenartigen Früchten aus ☿ Blüten.

Catananche L. (**Cichorieae-Cichorinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. IV. Teil. Abt. 5. S. 356).

Catananche lutea L.

Diese Composite erzeugt zweierlei Blütenköpfchen, aus denen dann verschiedenartige Früchte hervorgehen. Die eine Sorte der Köpfchen sitzt normalerweise am Ende einer Stengelachse, die andere dagegen in den Blattwinkeln der unteren Blätter und zwar stets ein wenig unter der Erdoberfläche. Die aus den oberirdischen Blüten hervorgehenden Achänen sind 2—3 mm lang, an der Anheftungsstelle spitz und erweitern sich schüsselförmig nach oben hin bis zu einem Durchmesser von 1 mm Dicke, wo sie als Pappus 5, selten mehr in lange Grannen auslaufende Schuppen tragen. Die sonst rundlich, fast kegelförmig gestalteten Früchte sind durch fünf und mehr starke Längsrippen kantig. Die ganze Oberfläche ist mit feinen Haaren bedeckt. Die den unterirdischen Blüten entstammenden Achänen sind den oberirdischen völlig gleich gebaut, nur sind sie viel dicker als diese. Die beiderlei Früchte reifen zu gleicher Zeit.

Wenn ich hier nur eine aus den oberirdischen Blütenköpfchen hervorgehende Fruchtform beschrieben und somit alle oberirdischen Früchte als gleich gestaltet beobachtet habe, so widerspricht diese

Tabelle 49.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht		im Dunkeln	
	oberirdische Früchte	unterirdische Früchte	oberirdische Früchte	unterirdische Früchte
6. II. 11	—	—	—	—
7. 9 Uhr vorm.	4	10	—	10
7. 8 ,, nachm.	6	20	4	33
8.	14	50	12	33
9.	16	70	28	55
10.	16	80	36	55
12.	22	80	50	66
14.	26	80	52	77
18.	26	80	56	77
25.	38	80	66	77
4. III.	50	80	76	77
14.	64	80	84	77
26. IV.	64	80	84	77

Catananche lutea. Keimversuch vom 4. II. bis 26. IV. 11 mit je 50 ober- und 10 bezw. 9 (Dunkelversuch) unterirdischen Früchten.

Tatsache den Untersuchungen von Huth, der *Catananche lutea* als eine heteroamphikarpe Pflanze bezeichnet und darüber sagt (Huth, S. 9): „Die normalen Blütenköpfe tragen nämlich 1. auf der Scheibe kleine, mit 5 Grannen versehene, geflügelte Achänen; 2. am Rande dickere und nicht begrannte Achänen. Außer den Hauptköpfchen besitzt sie aber 3. noch ein- bis zweiblütige Köpfchen in den Blattachseln der unteren Blätter; dieselben sind in der Erde verborgen und lassen nur ihre Corollen ein wenig hervortreten; die hier entstehenden unterirdischen Achänen sind denen der oberen Randblüten ähnlich.“ Ich kann jedoch *Catananche lutea* L. nur als amphikarpe Pflanze ansehen, da ich auf 25 selbst eingesammelten und untersuchten oberirdischen Blütenköpfchen wohl kurz begrannte, aber keine einzige unbegrannte Achäne gefunden habe und keine am Rande des Köpfchens stehende Frucht dicker war als die meisten inneren Früchte.

Auch scheint Battandier, aus dessen Arbeit (siehe Literaturverzeichnis) Huth eine sich auf die unterirdischen Früchte beziehende Stelle anführt (Huth, S. 26), nicht zweierlei oberirdische Früchte gefunden zu haben, da er nur eine Form erwähnt.

Die verschiedenartige Keimung der Früchte wurde durch Licht- und Dunkelversuche näher untersucht. Leider erhielt ich nur äußerst wenig Material von den unterirdischen Achänen, doch war die Differenz in der Keimung der zweierlei Früchte so groß, daß trotzdem das Ergebnis der Versuche als entscheidend angesehen werden kann.

So wurden zu einem Licht- und Dunkelversuche je 50 oberirdische und von den unterirdischen zu dem Lichtversuch 10, zu dem Dunkelversuch 9 Früchte verwandt.

Material vom 8. X. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Die Früchte wurden ½ Stunde sterilisiert.

Es stellte sich heraus, wie Tabelle 49 anzeigt, daß die unterirdischen Früchte im Licht und im Dunkeln viel schneller und wahrscheinlich auch besser keimen als die oberirdischen, daß die Keimung der letzteren im Licht anfangs schneller, aber schließlich langsamer und schlechter gegenüber den gleichen im Dunkeln verläuft; Dunkelheit scheint zwar die Keimung der unterirdischen Früchte zu verzögern, setzt aber das Keimprozent nicht herunter.

Tolpis Bivona (**Cichorieae-Cichorinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 358).

Tolpis barbata (L.) Grtn.

Früchte nur 1½ mm lang und ½ mm breit, in Größe und Form nicht verschieden. Pappus der auf der Mitte des Köpfchens sitzenden Achänen aus 2 oder 3 Borsten bestehend. Den am äußersten Rande der Scheibe stehenden Früchten fehlt letzterer. (Siehe Engler-Prantl, natürl. Pflfm. Teil IV. Abt. 5. p. 355. Fig. 159, *M* u. *N*.)

Früchte walzenförmig und mit mehreren abgerundeten Kanten versehen.

Zu einem Keimversuch im Licht und einem im Dunkeln wurden je 100 Früchte mit und ohne Pappus für die Licht- und je 200 für die Dunkelkultur verwandt. Material vom Jahre 1909 aus dem bot. Garten zu Berlin-Dahlem. Versuchsbeginn am 24. I. 1910.

Über die verschiedenartige Keimung gibt Tabelle 50 Aufschluß.

Die scheibenständigen Früchte mit Pappus keimen sowohl im Licht wie im Dunkeln allgemein schneller und besser als die Randfrüchte ohne Pappus. Lichtabschluß fördert die Keimung erheblich, und zwar die der Scheibenfrüchte relativ mehr als die der Randfrüchte, so daß die Differenz in der Keimung bei denen im Dunkeln anfangs größer ist als bei denen im Licht. (Das Keimverhältnis eines anderen Versuches war am 2. Tage nach der Aussaat:

S : R = 33 : 18,
am 4. Tage = 78 : 76,
am 7. Tage = 84 : 79).

Doch gleicht sich der Unterschied in der Anzahl der Keimlinge der Scheibenfrüchte im Licht und im Dunkeln einerseits und der Randfrüchte andererseits nach längerer Keimdauer ziemlich aus, jedoch bei den Scheibenfrüchten wieder mehr als bei den Randfrüchten.

Wiederholungsversuche bestätigten diese Keimverlaufe der beiden Fruchtsorten in beinahe gleicher Keimprozentzahl. Es ist dieses Ergebnis deshalb interessant, weil ein äußerer Unterschied zwischen den beiden Fruchtformen nur im Pappus vorhanden ist. Ein Einfluß auf die Keimung durch Vorwärmen der Früchte erhielt ich nicht. Zweistündiges Verweilen der Früchte in 46° C. warmem Wasser tötete die Keimkraft völlig.

Tabelle 50.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
25. I. 10	—	—	—	—
26.	9	5	30	16
27. 10½ Uhr vorm.	59	44	73	51
27. 7½ „ nachm.	70	57	81	59
28.	72	63	84	62
29.	79	67	87	72
30.	84	69	88	75
31.	85	71	88	75
1. II.	85	72	88	75
2.	88	72	89	75
7.	88	72	90	75
21.	88	72	90	75

Tolpis barbata. Keimversuch vom 24. I. bis 21. II. 1910 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten beim Lichtversuch und je 200 beim Dunkelversuch.

Zacyntha Grtn. (**Cichorieae-Cichorinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 360).

Zacyntha verrucosa Grtn.

Zwei ungleiche Früchte. Auf der Mitte der Scheibe längliche, im Querschnitt runde und etwas gebogene Früchte, über deren Oberfläche zahlreiche Längsrippen laufen. Die Enden der Scheibenfrüchte spitz. Pappus aus einer Schar kurzer, leicht abfallender Borsten. (Fig. 14, *A*.) Der Pappus fehlt bei dieser Zeichnung.) Die Scheibenfrüchte werden von den Randfrüchten völlig eingeschlossen (siehe Engler-Prantl, natürl. Pfl. Teil IV. Abt. 5. Fig. 160, *O* und *P* auf S. 359). Diese sind im Reifestadium von den inneren Hüllblättern bis auf einen kleinen Zwischenraum umgeben. Fig. 14, *B* stellt die Frucht mit ihren Hüllblättern dar, in der die Randfrucht eingebettet liegt, wie Fig. 14, *C* es verbildlicht.

Die eigentliche Randfrucht ohne Deckblatt (Fig. 14, *D*) ist ein wenig kürzer, aber breiter als die Scheibenfrucht, von der Seite her zusammengedrückt, nach außen hin vorgewölbt und mit flachen Rippen bedeckt. Nach der Anheftungsstelle hin wird sie dünner. Das Gewicht einer Scheibenfrucht beträgt 0,48 mgr (Mittel aus 4

Wägungen mit je 50 Stück), das einer vom Deckblatt befreiten Randfrucht 0,545 mgr (Mittel aus 4 Wägungen mit je 50 Stück), das einer Randfrucht mit Braktee 2,7 mgr (Mittel aus 2 Wägungen mit je 50 Stück).

Material zu meinen Keimungsversuchen hatte ich aus den bot. Gärten zu Bonn und Leipzig erhalten.

Es zeigt sich nun, daß die Scheibenfrüchte stets viel rascher und bedeutend besser als die mit der Braktee umgebenen Randfrüchte keimen. (Keimverhältnis fünf Tage nach der Aussaat im Licht: S : R = 81 : 10, nach drei Wochen = 94 : 17, im Dunkeln: S : R = 83 : 14 bezw. 88 : 16 [Material aus Bonn]; bei einem anderen Versuche mit Material aus Leipzig war das Keimverhältnis nach derselben angegebenen Zeit im Licht: S : R = 33 : 6 und 62 : 11, im Dunkeln: S : R = 31 : 7 bezw. 65 : 12). Was den Einfluß der Dunkelheit auf die Keimung anbelangt, so ergab sich, daß dieselbe bei der Keimung der Randfrüchte kaum von Bedeutung ist. Die Randfrüchte keimen im Licht teilweise um nur wenige Prozente schneller und besser, teilweise um dieselbe Prozentzahl langsamer und schlechter. Der Unterschied zwischen Licht- und Dunkelkeimung ist jedoch bei den Scheibenfrüchten größer. So setzte Dunkelheit das Keimprozent dieser im Anfang der Keimung, d. h. am zweiten Keimtage bei den aus Bonn erhaltenen sehr gut keimenden Früchten von 47 auf 13 herab, und das Keimverhältnis von Licht zu Dunkel war einen Tag nach diesem Ergebnis noch 69 : 62. Die Differenz der Licht- und Dunkelkeimung der langsam keimenden Scheibenfrüchte des aus Leipzig bezogenen Materials war sehr gering, manchmal sogar gleich 0 (am 2. Tage nach der Aussaat war das Keimverhältnis von S (hell) zu S (dunkel) = 10 : 11, am 5. Tage = 33 : 31). Die Scheibenfrüchte keimten in allen Fällen indessen im Licht in etwas höherer Prozentzahl als im Dunkeln.

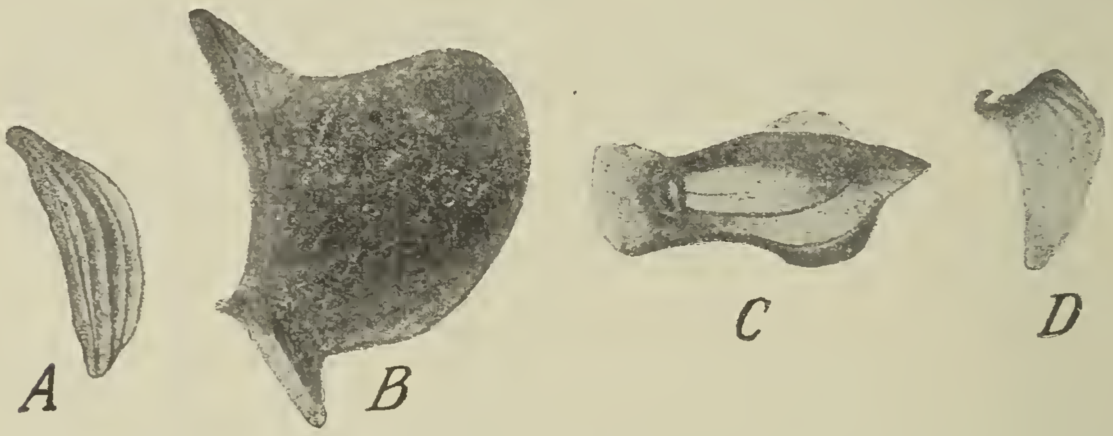


Fig. 14. *Zacyntha verrucosa.*
A Scheibenfrucht. 9mal vergr. *B* Randfrucht mit Deckblatt. 9mal vergr.
C Randfrucht, im Deckblatt liegend. 7mal vergr.
D Randfrucht ohne Braktee. 7mal vergr.

Wie sehr das die eigentliche Randfrucht einschließende Deckblatt die Keimung verzögert und hemmt, zeigte sich, als die Hülle von Randfrüchten entfernt wurde und dann diese zusammen mit Scheibenfrüchten im Licht zur Keimung ausgelegt wurden.

Eine Übersicht über den erzielten Keimverlauf gibt Tabelle 51 an, die auch zugleich die Ergebnisse der oben besprochenen Licht- und Dunkelkultur enthält.

Es wurden zu diesen Versuchen je 100 Scheiben- und Randfrüchte mit Braktee und 50 Randfrüchte ohne Umhüllung verwandt, die vor der Aussaat eine Stunde lang sterilisiert worden waren.

Material aus dem bot. Garten zu Bonn. Versuchsbeginn am 22. I. 1910.

Tabelle 51.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am	im Licht			im Dunkeln	
	S	R mit Deckblatt	R ohne Deckblatt	S	R mit Deckblatt
22. I. 10	—	—	—	—	—
23.	—	—	2	—	—
24.	—	—	4	—	—
25. 10 Uhr vorm.	47	—	74	13	—
25. 7 „ nchm.	60	—	78	38	—
26.	69	1	84	62	5
27.	75	6	92	75	10
28.	79	7	92	80	12
29.	81	10	94	83	14
30.	81	10	94	85	14
31.	85	10	94	85	14
1. II.	88	11	94	85	14
2.	91	13	94	85	14
8.	93	15	94	88	14
16.	94	17	94	88	16
1. III.	94	18	94	88	17
11.	94	18	94	88	17
18.				88	17
					ohne Deckblatt
19.					18
22.					21
14. IV.					25

Zacyntha verrucosa. Keimversuche vom 22. I. bis 11. III. bezw. 14. IV. 1910 mit je 100 Scheibenfrüchten (S), mit je 100 vom Deckblatt umgebenen und mit 50 deckblattlosen Rand- (R) Früchten.

Die Randfrüchte ohne Deckblatt keimen im Licht auffallend rascher, oft auch besser als die Scheibenfrüchte (Keimverhältnis eines Versuches am 3. Keimtage: S : R (ohne Deckblatt) = 5 : 64, nach drei Monaten = 70 : 82). Die Randfrüchte mit Braktee scheinen ihre starke Keimkraft zu verlieren, wenn sie längere Zeit auf feuchtem Fließpapier liegen. So entfernte ich das Hüllblatt am 20. II. 1910 von 45 bis dahin nicht gekeimten Randfrüchten der am 22. I. 1910 angesetzten Lichtkultur. Von diesen keimten bis zum 23. III. 1910 nur 5 und diese bereits innerhalb 5 Tagen nach der neuen Aussaat. Ebenso wurden am 18. III. 1910 alle bis zu dieser Zeit nicht gekeimten Randfrüchte der am 22. I. 1910 angesetzten Dunkelkultur von ihrem Deckblatt befreit. Es keimten von diesen 77 übrig gebliebenen (6 waren bei dem Entfernen der

Hüllblätter verletzt worden und wurden weggeworfen) vom 18. III. bis 14. IV. 1910 nur 8.

Zusammenfassung.

1. Die Scheibenfrüchte keimen im Licht und im Dunkeln viel schneller und besser als die Randfrüchte mit Braktee.

2. Die Randfrüchte ohne Deckblatt keimen im Licht auffallend rascher und in höherer Prozentzahl als mit Deckblatt und auch noch schneller und oft auch besser als die Scheibenfrüchte.

3. Die Keimung der Scheibenfrüchte verläuft im Licht im allgemeinen etwas schneller und besser als im Dunkeln, die der Randfrüchte ziemlich gleichmäßig, vielleicht im Licht ein wenig besser.

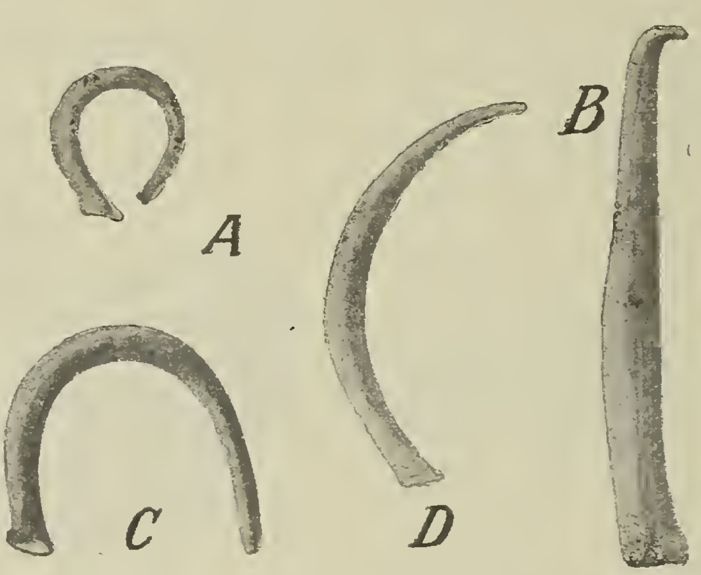


Fig. 15. *Rhagadiolus stellatus.*
A Scheibenfrucht. *B* Randfrucht. *C* und *D* Übergangsformen von Scheiben- zur Randfrucht. 3 mal vergr.

Rhagadiolus Juss. (**Cichorieae-Cichorinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenfam. Teil IV. Abt. 5. S. 360).

Rhagadiolus stellatus (L.) W.

Meist 4 verschiedengestaltete Früchte vorhanden. Die äußeren ganz am Rande des Blütenköpfchens sitzenden sind langgestreckt (Fig. 15, *B*).

Mitten auf der Scheibe stehen fast völlig kreisrund gekrümmte Achänen (Fig. 15, *A*).

Zwischen diesen beiden fanden sich Übergangsformen. Figur 16, *C* stellt eine halbgekrümmte in der Nähe der Scheibenfrucht stehende und Figur 15, *D* eine nur wenig gebogene dar, die mehr nach außen hin zwischen der halbkreisförmigen und der geraden Frucht auf der Scheibe ihren Standort hat.

Wegen Mangels an Material konnte ich nur einen Keimversuch im Licht mit je 50 der vier beschriebenen Fruchtformen ansetzen.

Versuchsbeginn am 29. XI. 1909. Material aus dem bot. Garten zu Kiel.

Die Keimung der Früchte erfolgte sehr rasch, doch begann sie erst am dritten Keimtage. Es betrug die Anzahl der Keimlinge (in Prozenten) der runden Früchte zu den halbkreisförmigen zu den wenig gebogenen zu den geraden

am 1. XII = 41 : 53 : 54 : 55;
„ 2. XII = 87 : 100 : 98 : 100;
„ 3. XII = 98 : 100 : 100 : 100;
„ 4. XII = 100 : 100 : 100 : 100.

Da die Anzahl der zur Keimung gebrachten Früchte bei der so rasch erfolgenden Keimung zu klein war, kann, trotzdem die runden Scheibenfrüchte scheinbar langsamer keimen als die geraden Randfrüchte, nicht mit Sicherheit der wirkliche Keimverlauf angegeben werden. Sehr wahrscheinlich wird kein merklicher Unterschied in der Keimung festzustellen sein.

Rhagadiolus edulis W.

Die Früchte dieser zu derselben Art gehörigen aber eine andere Form von *Rhag. stellatus* darstellenden Komposite haben dasselbe verschiedene Aussehen wie die der letzteren. Da ich auch von diesen Früchten nur wenige erhalten hatte, führte ich nur eine Dunkelkeimung aus und zwar mit ganz geraden Rand- und ganz rundgebogenen Scheibenfrüchten.

Material aus dem bot. Garten zu Königsberg.

Versuchsbeginn am 10. I. 1910.

Das Keimverhältnis war am 1. und 2. Keimtage = 0, am 3. aber das der S : R = 74 : 17, am 4. Tage = 94 : 48, am 5. Tage, d. h. am 14. I. 1910 = 100 : 64. Am 22. I. = 100 : 88. Die übrig gebliebenen nicht gekeimten 12 Randfrüchte wurden am 26. I. 1910 von der Fruchtschale befreit. Diese keimten dann vom 27. bis 30. I. zu 100 %.

Das Keimergebnis ist demnach folgendes: Die runden Scheibenfrüchte keimen wesentlich schneller. Die Fruchtschale verzögert die Keimung der Randfrüchte.

Hedypnois Schreber (**Cichorieae-Cichorinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. IV. Teil. Abt. 5. S. 360).

Hedypnois cretica (L.) W.

Zweierlei Früchte; beide zilindrisch, ein wenig geschnäbelt, Oberfläche mit Längsrippen versehen. Scheibenfrüchte gerade und mit einem zweireihigen aus Schuppen und Borsten bestehenden Pappus versehen. Randfrüchte schwach gekrümmt mit einem krönchenförmigen Pappus. Die äußerste Reihe der Randfrüchte fand ich stets mit verhärteten Hüllblättern umgeben.

Die Keimversuche mit diesen Früchten wurden im Licht ausgeführt. Es wurden je 100 Scheiben- und Randfrüchte sowie auch 100 von den letzteren mit Deckblatt am 23. IV. 1910 ausgesät. Material aus dem bot. Garten zu Berlin-Dahlem.

Die Früchte waren 1 Stunde lang sterilisiert worden.

Das Ergebnis ist, daß die Scheibenfrüchte am schnellsten und besten keimen. Die Randfrüchte ohne Deckblatt keimen schneller aber schlechter als die mit Deckblatt, indem die letzteren die ersteren nach längerer Keimdauer einholen und dann eine größere Keimkraft entfalten. Dasselbe Resultat, nur in kürzerer Keimzeit, erzielte ich auch mit Früchten vom 17. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster, die am 12. IV. 1911 im Licht ausgesät wurden.

Tabelle 52.

Es waren gekeimt am:	im Licht		
	S	R ohne Deckblatt	R mit Deckblatt
24. IV. 10	—	—	—
25.	—	1	—
26.	5	3	—
27.	11	10	—
28.	18	13	—
29.	22	18	1
30.	27	20	1
1. V.	31	21	1
2.	33	21	1
5.	37	21	2
8.	45	24	4
12.	48	26	7
20.	50	27	13
30.	51	29	20
4. VI.	51	30	30
9.	53	30	38
20.	54	30	43
25.	54	31	46
5. VII.	54	31	48
2. VIII.	55	34	51
22. IX.	57	36	54
19. X.	57	36	54
30. I. 11	58	36	

Hedypnois cretica. Keimversuch vom 23. IV. bis 30. I. 11 mit je 100 Scheiben- (S) und mit vom Hüllblatt umgebenen und freien Rand- (R) Früchten.

Es hatten die Randfrüchte mit Deckblatt am 18. V. 1911 die Randfrüchte ohne Hülle in der Anzahl der Keimlinge eingeholt.

(Keimverhältnis der S : R ohne Hülle: R. mit Hülle =
84 : 30 : 25 am 10. V. 1911, und =
84 : 31 : 34 am 18. V. 1911, und =
84 : 37 : 40 am 31. V. 1911).

Hypochoeris L. (**Cichorieae-Leontodontinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV, Abt. 5. p. 361).

Hypochoeris glabra L.

Früchte 3—4 mm lang, rund, mit zahlreichen Längsrippen auf der Oberfläche; am unteren Ende spitz. Scheibenfrüchte lang geschnäbelt, Pappus aus einer Reihe federiger Borsten. Randfrüchte dicker und ungeschnäbelt; Pappus aus einer Reihe längerer und aus zahlreichen kürzeren Borsten zusammengesetzt. Anzahl der Scheibenfrüchte auf einem Blütenköpfchen viel geringer als die der Randfrüchte.

Es wurden je 100 Scheiben- und Randfrüchte nach 1/2 stündiger Sterilisation im Licht ausgesät. Material vom 17. und 19. IX. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Versuchsbeginn am 12. IV. 1911. Das Resultat gibt Tabelle 53 wieder.

Das Ergebnis dieser und anderer Lichtkeimversuche war stets dasselbe, auch mit Material aus dem bot. Garten zu Kiel, und es zeigte sich, daß die Randfrüchte eine größere Keimungsenergie und Keimkraft besitzen als die Scheibenfrüchte.

Tabelle 53.

Es waren gekeimt am:		im Licht S	im Licht R
12. IV. 11		—	—
13.	3 Uhr nachm.	1	—
13.	11 1/2 „ „	23	37
14.	10 „ vorm.	50	75
14.	9 „ nachm.	69	97
15.		81	99
16.		88	100
17.		92	100
19.		93	100
18. V.		93	100

Hypochoeris glabra. Keimversuch vom 12. IV. bis 18. V. 1911 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Thrincia Roth. (**Leontodon** L.) (**Cichorieae-Leontodontinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 363).

Thrincia hirta Roth.

Zwei Fruchtformen. Scheibenständige Früchte 3—4 mm lang, gerade, gleichförmig rund und mit Längsrippen versehen oder weniger lang geschnäbelt, Schnabel mit einem Pappus aus einer Schar längerer Haarborsten. Randfrüchte von derselben Länge wie Scheibenfrüchte, doch am oberen Ende dünner und am unteren dicker gebaut, ferner im ganzen ein wenig gekrümmt; ihr Pappus ein zerschlitztes Krönchen.

Mit je 100 eine Stunde lang sterilisierten Früchten wurde je eine Licht- und Dunkelkultur angesetzt. Material aus dem bot. Garten zu Hamburg. Versuchsbeginn am 14. II. 1910.

Tabelle 54 enthält das Ergebnis der ausgeführten Versuche. Die Scheibenfrüchte keimen im Licht wie im Dunkeln rascher und in höherer Prozentzahl, ferner fördert Dunkelheit die Keimung der Scheibenfrüchte anfangs etwas, späterhin aber verläuft die Keimung im Licht wie im Dunkeln fast gleichmäßig. Die Randfrüchte keimen im Licht stets ein wenig schneller und besser. Am 11. III. 1910 wurden die nicht gekeimten Früchte der Lichtkultur von der Fruchtschale befreit und die gut gebliebenen (10 Samen der Scheiben- und 18 der Randfrüchte) wieder ausgesät. Auch da noch keimten die Samen der Scheibenfrüchte, wie aus Tabelle 54 zu ersehen ist, schneller und besser als die der Randfrüchte. (Die Zahlen vom 12. bis 18. III. in der Tabelle 54 bedeuten die wirkliche Anzahl der Keimlinge.)

Tabelle 54.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
17. II. 1910	—	—	—	—
18.	4	—	8	—
19.	10	3	21	—
20.	21	5	28	1
21.	31	7	36	3
22.	38	9	46	5
23.	45	13	50	7
24.	50	13	53	9
25.			56	11
26.	58	16	62	13
27.	58	19	63	15
28.	60	20	64	15
1. III.	62	21	65	16
2.	65	22	67	17
3.	66	25	67	17
6.	68	26	68	19
9.	69	28	68	21
1.	69	28	69	22
	von der Fruchtschale befreit			
	10 S	18 R		
12.	—	—		
13.	3	1		
14.	8	4		
15.	10	5		
18.	10	8	69	22

Thrincia hirta. Keimversuch vom 14. II. bis 11. III., bezw. bis 18. III. 1910 mit je 100 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Der Einfluß der Fruchtschale auf die verschiedenartige Keimung ist durch die Schälung der Früchte auch bei diesen Achänen wieder hervorgetreten, indem die Samen der Randfrüchte nach Entfernung der Fruchtschale relativ viel schneller und besser als mit Fruchtschale keimten.

Thrincia hispida Roth.

Die scheiben- und randständigen Früchte dieser Spezies sind denen der *Thr. hirta* ähnlich, und es erfolgt ihre Keimung in derselben Weise. Das Keimverhältnis einer am 12. IV. 1911 mit

Material vom 26. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster angesetzten Lichtkultur war

am 15. IV. S : R = 11 : 0,
„ 17. IV. „ = 59 : 1,
„ 23. IV. „ = 95 : 15,
„ 3. V. „ = 97 : 41,
„ 31. V. „ = 97 : 48.

Die Scheibenfrüchte keimen also viel rascher und besser als die Randfrüchte.

Tabelle 55.

Es waren gekeimt in % am:		im Licht	
		S	R
10. I. 1910		—	—
11.		4	—
12.		8	—
13.	8½ Uhr vorm.	18	—
13.	5½ „ nachm.	29	—
14.		34	2
15.		40	4
16.		46	6
17.		46	—
18.		49	—
		von der Fruchtschale befreit	
		31 S	38 R
19.		3	3
20.		23	30
21.		90	73
22.		100	78
23.		100	89
26.		100	92
1. II.		100	95
13.		100	97
15.		100	100

Geropogon glaber. Keimversuch vom 10. I. bis 18. I., bezw. bis 15. II. 1910 mit 80 Scheiben- (S) und 50 Rand- (R) Früchten.

Geropogon L. (**Cichorieae-Leontodontinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil IV. Abt. 5. p. 365).

Geropogon glaber L. (*Tragopogon glaber* [L.] Benth. et Hook fil.).

Die etwa 1 cm langen Früchte sind in einen bei den Randfrüchten fast ebenso großen, bei den Scheibenfrüchten etwas kleineren Schnabel verlängert. Die Fruchtschale beider Früchte besitzt mehrere Rippen. Die fast gerade gestreckten Scheibenfrüchte tragen eine Reihe langer federiger Borsten, die durch ein Gewebe feiner Härchen zusammen verbunden sind.

(Vergl. hierzu Fig. 71, *A* von *Tragopogon maior* in Engler-Prantl, natürl. Pfl. Teil IV. Abt. 5. p. 114.)

Randfrüchte dicker als die Scheibenfrüchte; Pappus aus nur 3—7 ungleich langen derben Borsten.

Ein Lichtversuch mit 80 Scheiben- und 50 Randfrüchten vom Jahre 1909 aus dem bot. Garten zu Kiel wurde am 10. I. 1910 ausgeführt, dessen Ergebnis Tabelle 55 enthält.

Während die Scheibenfrüchte bald zu keimen beginnen, erfolgt die Keimung der Randfrüchte äußerst langsam und in sehr viel niedrigerer Prozentzahl. (Keimverhältnis am siebenten Keimtage: S : R = 46 : 6.)

Die Entfernung der Fruchtschale, die mit den bis zum 18. I. 1910 nicht gekeimten Früchten des in Tabelle 55 niedergelegten Versuches vorgenommen wurde, ergab eine auffallende Bedeutung derselben für die Keimung. Beiderlei Samen keimen ohne Fruchtschale einmal schneller und besser, und wenn auch die Keimung der Scheibenfrüchte an und für sich auch jetzt noch rascher erfolgt, so sind doch die Samen der Randfrüchte bei Keimung ohne Fruchtschale den Scheibenfrüchten gegenüber relativ mehr im Vorteil, so daß die Keimdifferenz sehr viel geringer wird, als sie bei Keimung der Früchte mit Fruchtschale ist.

Tabelle 56.

Es waren gekeimt in % am:	im Licht		im Dunkeln	
	S	R	S	R
26. I. 10 $4^{1}/_{2}$ Uhr nachm.	—	—	—	—
27. $11^{1}/_{2}$ „ vorm.	61	45	60	50
27. $7^{1}/_{2}$ „ nachm.	68	54	67	66
28.	71	62	71	70
29.	81	75	78	75
30.	87	80	82	80
31.	90	84	86	85
1. II.	90	86	89	87
2.	93	88	91	89
3.	93	88	92	81
6.	93	89	93	92
9.	93	90	93	92
14.	94	90	93	92

Crepis rubra. Keimversuch vom 25. I. bis 14. II. 10 mit je 200 Scheiben- (S) und Rand- (R) Früchten.

Crepis L. I. Sektion: **Anisoderis** Cass.

(**Cichorieae-Crepidinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. IV. Teil. Abt. 5. S. 373/74).

Crepis rubra L.

Die Unterscheidungsmerkmale der ungleichen, 5 mm langen, runden und mit zahlreichen Rippen versehenen Früchte liegen hauptsächlich darin, daß die Scheibenfrüchte gerade und langgeschnäbelt sind, während die Fruchtschale der Randfrüchte am oberen Ende nur wenig verlängert ist und die Früchte ein wenig gekrümmt sind.

Der Pappus beider Früchte besteht aus feinen Haaren.

Ein Licht- und ein Dunkelversuch wurde am 25. I. 1910 mit je 200 Scheiben- und Randfrüchten (Material von Benary) angesetzt.

Tabelle 56 gibt das Resultat wieder.

Die Scheibenfrüchte keimen im Licht und im Dunkeln schneller, aber kaum wesentlich besser als die Randfrüchte. Der Keimverlauf ist im Licht und im Dunkeln bei den Scheibenfrüchten einerseits und den Randfrüchten andrerseits ungefähr derselbe, vielleicht sind die Randfrüchte im Licht gegenüber denen im Dunkeln etwas im Nachteil.

Crepis L. II. Sektion: **Nemanchenes** Cass.

(**Cichorieae-Crepidinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. IV. Teil. Abt. 5. S. 373/74.)

Endoptera aspera D. C. (*Crepis aspera* L.)

Die teils spindel-, teils sichelförmigen 3—4 mm langen Scheibenfrüchte sind rund und an den beiden Enden spitz. Fruchtschale mit Längsrippen. Früchte dunkelbraun. Die helleren gelblichweiß aussehenden Randfrüchte sind etwas kürzer, aber dicker als die Scheibenfrüchte. Ihre Gestalt gleicht einer Sichel, und sie sind fast in der Mitte der Krümmung nach außen hin stark ausgebuchtet. Ganze Frucht ziemlich flach abgerundet dreikantig.

Die aus dem bot. Garten zu Kopenhagen bezogenen und am 9. IV. 1910 ausgesäten Früchte keimten schlecht, doch die Scheibenfrüchte im Licht immerhin deutlich schneller und besser als die Randfrüchte.

(Keimverhältnis von je 100 Früchten am 12. IV. : S : R = 3 : 2,

am 15. IV. = 12 : 3,
„ 26. IV. = 15 : 4,
„ 27. V. = 17 : 6,
„ 1. VII. = 20 : 10.

Bei Abbruch des Versuches am 19. X. 10 betrug die Prozentzahl der S : R auch = 20 : 10.)

Endoptera Dioscoridis D. C. (*Crepis Dioscoridis* L.)

Scheibenfrucht der der *Endoptera aspera* in Form und Aussehen gleich. Randfrüchte etwas gebogen und keulenförmig, erscheinen durch ihre hervortretenden Rippen kantig. Sie sind wie die Randfrüchte der *End. aspera* heller gefärbt.

Zu einem Keimversuch im Licht wurden 200 Scheiben- und 100 Randfrüchte verwandt. Die Früchte wurden vor der Aussaat 1 Stunde lang sterilisiert. Material aus dem bot. Garten zu Kopenhagen. Versuchsbeginn am 14. II. 1910.

Es waren bis zum 18. II. 46 Scheibenfrüchte gekeimt und nur 2 Randfrüchte.

Das Keimverhältnis von Scheiben- zu Randfrüchten war

am 22. II. = 75 : 10,
„ 7. III. = 89 : 13,
„ 4. IV. = 93 : 19.

Bis zum Abbruch des Versuches am 19. X. 1910 war vom 4. IV. ab keine Frucht mehr zur Keimung gelangt.

Die Keimung der Scheibenfrüchte erfolgt somit auch bei dieser Spezies schneller und es ist das Keimprozent der Randfrüchte selbst nach sehr langer Keimdauer (nach 8 Monaten) bedeutend niedriger als das der Scheibenfrüchte (93 : 19).

II. Cruciferae.

Cakile Grtn. (**Sinapeae-Sisymbriinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil III. Abt. 2. p. 170).

Cakile maritima Scop.

Diese Crucifere bringt nur einerlei Früchte hervor, in denen aber zwei verschiedengestaltete Samen eingeschlossen liegen.

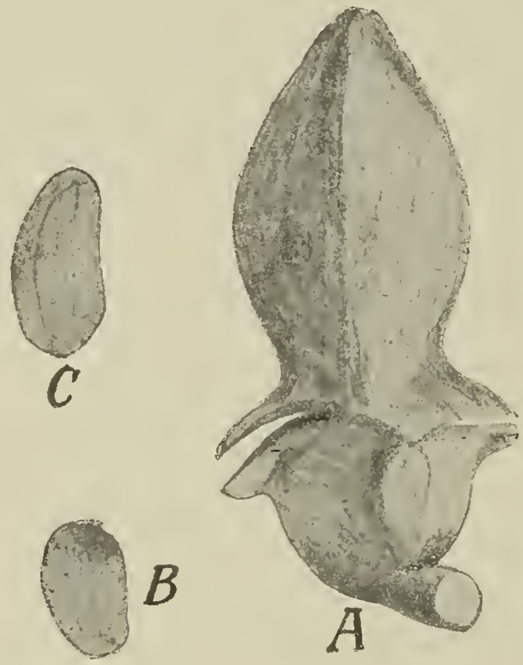


Fig. 16. *Cakile maritima.*
A reife Frucht, die beiden Samen einschließend. *B* Samen des oberen und *C* des unteren Teiles der Frucht. 3mal vergr.

Die Frucht ist nämlich eine Gliederschote, zerfällt in einen vorderen und hinteren Teil und enthält auf diese Weise einen unteren und einen oberen Samen. (Fig. 16, *A*). Der vordere Teil mit dem unteren Samen ist gebogen vierkantig, am vordersten Ende spitz, und er erweitert sich nach dem Ende, dem der obere Teil der Frucht aufsitzt, zu einer flach kahnförmigen Gestalt, wie die Abbildung 16, *A* dieses zeigt. Der untere Teil der Frucht birgt nun einen Samen in sich, den Figur 16, *C* darstellt. Der obere Teil der Frucht ist viel kürzer; an seinem freien Ende ist der Stiel der ganzen Frucht befestigt. An der Trennungsstelle des vorderen und hinteren Teiles der Frucht ist der hintere Teil umgekehrt kahnförmig geformt, so daß das kahnförmige Ende des vorderen Teiles und das umgekehrt kahnförmige des hinteren Teiles genau ineinander passen. Zur Zeit der Reife der Frucht lösen sich hier die beiden Teile ab. Figur 17, *B* verbildlicht den oberen Samen des hinteren Teiles. Das Gewicht eines unteren Samens beträgt 8,54 mgr (Mittel aus 50 Stück), das eines oberen 9,32 mgr (Mittel aus 50 Stück). Weiteres über *Cakile maritima* siehe bei A. Béguinot (p. 23).

Wegen Mangels an Material konnten nur zwei Keimversuche angesetzt werden, die indessen nicht völlig übereinstimmend ausfielen. Allerdings muß erwähnt werden, daß die Früchte zu dem einen Versuche aus dem Jahre 1906, zu dem anderen aus dem Jahre 1909 stammten, und es ist sehr wahrscheinlich, daß darin der Hauptgrund des zwiefachen Keimverlaufes zu suchen ist. Es wurden am 1. XII. 1909 je 50 obere und untere Samen im Licht ausgesät. Material von Herrn Professor Dr. Correns, gesammelt im Jahre 1906 am Ostseestrand bei Müritz.

Tabelle 57.

Es waren gekeimt in °/₀ am:	im Licht		Temperat. im Thermostaten in C.°
	obere Samen	untere Samen	
1. XII. 09	—	—	
2.	8	—	
3.	10	2	
13.	10	2	
14.	12	2	
15.	14	2	
16.	14	2	
17.	22	18	23
18.	34	38	28
19.	34	42	29,5
20.	36	42	29,5
22.	38	42	27,5
23.	42	42	29,5
24.	46	44	30,5
29.	48	48	31
3. 1. 10	52	50	5
12. VIII.	52	54	31

Cakile maritima. Keimversuch vom 1. XII. 1909 bis 12. VII. 1910 mit je 50 oberen und unteren Samen.

Über die Art der Keimung gibt Tabelle 57 Aufschluß.

Da die Samen schlecht keimten, wurde am 13. XII. Knopsche Nährlösung hinzugesetzt, die die Keimung jedoch nur wenig förderte. Immerhin waren bis dahin die oberen Samen den unteren gegenüber im Vorteil. Vom 16. XII. ab ließ ich die Samen in erhöhter Temperatur im Thermostaten (29° C.) weiter keimen. Die zurückgebliebenen unteren Samen keimten jetzt relativ viel schneller als die oberen, und es glich sich so nach längerer Keimdauer die Differenz immer mehr aus, so daß, als der Versuch abgebrochen wurde, das Keimverhältnis der oberen zu den unteren Samen fast = 1 war.

Bei dem zweiten auch mit je 50 oberen und unteren vom Jahre 1909 aus Hamburg stammenden Samen am 22. IV. 1910 ausgeführten Keimversuche begannen die beiderlei Samen erst (mit einer Ausnahme) zu keimen, als sie am 28. IV. angeritzt wurden. Sie keimten dann beinah gleichmäßig, wenn auch nur in sehr geringer Anzahl. (Keimverhältnis am 1. V. der oberen Samen zu den unteren = 2 : 4, am 5. V. = 4 : 6.) Erst in erhöhter Temperatur vom 5. V. ab keimten auch bei diesem Material die unteren zuerst schneller als die oberen (am 6. V. = 18 : 28 %), dann aber wurden sie von den oberen eingeholt (am 8. V. = 44 : 44 %), und es keimten schließlich die letzteren etwas besser als die ersteren (am 4. VI. = 72 : 70 %, am 12. VIII. = 74 : 70 %).

Im allgemeinen darf man aus den beiden Keimverlaufen wohl schließen, daß die unteren in erhöhter Temperatur anfangs schneller keimen, daß der Keimunterschied nach längerer Keimdauer aber fast ausgeglichen wird.

Rapistrum Desv. (**Sinapeae-Brassicinae**, Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. III. Teil. Abt. 2. S. 181).

Rapistrum rugosum (L.) All.

Frucht eine Gliederschote, die durch eine Einschnürung in zwei Teile geteilt ist, von denen jeder einen einzigen Samen enthält. (Fig. 17, *A* u. *B*.) Das „untere“ Glied der Frucht, das mit seinem Stiel am Stengel sitzt, hat eine ovale, fast spindelförmige Form mit mehreren zarten Längsnerven. Die dünne Fruchtschale öffnet sich zur Zeit der Reife leicht, sobald sich das „obere“ Glied von ihm loslöst (Fig. 17, *A*). In dem unteren Teile der Frucht befindet sich ein eiförmiger kleiner Samen (Fig. 17, *B*). Das obere Glied der Frucht hat fast Kugelgestalt, und die Oberfläche zeigt tiefe Längsfurchen. Die Fruchtschale ist dick und fest und bleibt nach der Reife stets geschlossen (Fig. 17 *A*). Der Samen ist oval bis kugelig und viel größer als der untere Samen (Fig. 17, *B*). Die Fruchtschale des unteren Gliedes der Frucht bleibt merklich länger grün als die des oberen, und es scheinen demnach die oberen Samen eher zu reifen als die unteren. Ferner habe ich beobachtet, daß die unteren Früchte weniger befruchtet werden als die oberen. Von 262 Früchten hatten 10 beide Glieder ausgebildet, 88 nur die obern und 164 keines von beiden. Wenn das untere Glied einer Frucht zur Ausbildung gelangt war, war dasselbe auch stets bei dem oberen der Fall. Erwähnt sei noch, daß die oberen Früchte im Keimbett stark Schleim absonderten, was bei den unteren nicht bemerkt wurde.

Die Keimung der beiderlei Samen verläuft äußerst verschieden, ja gerade entgegengesetzt, je nachdem man dieselben mit oder ohne die sie umgebende Umhüllung zur Keimung aussät, es tritt bei diesen Früchten die Bedeutung der Wandung besonders hervor.

So wurden je 50 obere und untere Samen mit und ohne Kapselwand nach einstündiger Sterilisation im Licht ausgesät. Material vom Jahre 1909 aus dem bot. Garten zu Graz.

Versuchsbeginn am 19. IV. 1910. Das Keimresultat ist in Tabelle 58 enthalten.

Die unteren Samen mit der dünneren Wand keimen schneller und besser als die oberen mit der harten Umhüllung, wie Tabelle 58, I zeigt. Entfernt man jedoch die Schalen, so erfolgt die Keimung beiderlei Samen einmal rascher und auch in höherer Keimprozentzahl, dann aber keimen jetzt die oberen viel schneller und besser. Die Keimdifferenz der „unteren“ mit und ohne Wandung ist ferner während des ganzen Keimverlaufes viel geringer als die der „oberen“ mit und ohne Umhüllung (Tabelle 58, I verglichen mit 58, II). Dasselbe Resulalt nur in niedrigerer Prozentzahl erhielt ich auch, als die Kapselwand der oberen Samen, nicht der unteren, ein wenig geöffnet wurde. Keimverhältnis am Schluß eines vom 30. IV. 1910 bis 30. I. 1911 laufenden Versuches war = 40 : 12 = obere : untere Samen). Das Keimverhältnis von aus dem bot. Garten zu Münster am 9. X. 1910 eingeernteten Samen, die am 2. III. 1911 ausgesät wurden und allgemein besser keimten, war folgendes. Die Anzahl der Keimlinge der „oberen“ (ohne Wandung) zu der der „unteren“ (ohne Wandung) war

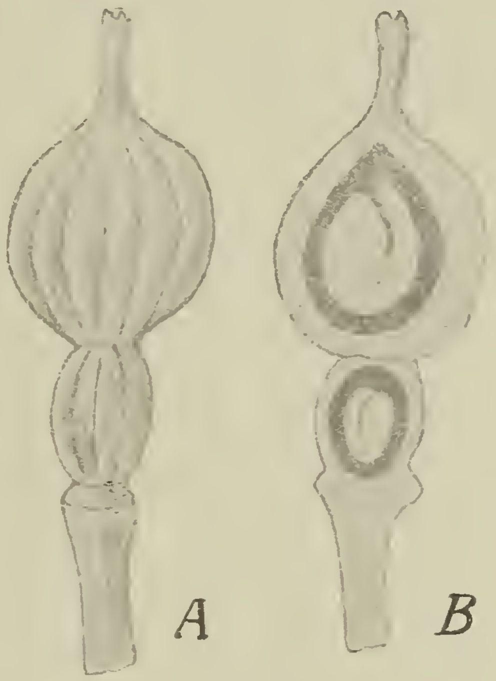


Fig. 17. *Rapistrum rugosum.*

A eine Schote mit dem „oberen“ und „unteren“ Samen. *B* dieselbe im Längsschnitt. (Zeichnung nach Paglia, Ann. di Bot. 1910. Vol. VIII. Tav. XI.)

am 4. III. = 32 : 6 %;
„ 5. III. = 68 : 34 %;
„ 8. III. = 76 : 38 %;
„ 25. III. = 84 : 46 %;

Aus den erzielten Ergebnissen ist zu ersehen, daß die oberen Samen die Eigenschaft besitzen, schneller und besser als die unteren zu keimen, daß diese Anlagen jedoch durch die beide umgebende untereinander verschiedene Kapselwand soweit unterdrückt wird, daß bei intakten Früchten den „unteren“ die Eigenschaft der „oberen“ zufällt. Dieses umgekehrte Keimverhältnis blieb auch bei Keimung von Samen in reinem Sauerstoff bestehen. Von den am 22. X. 1910 in dem bot. Garten zu Münster eingesammelten und am 25. II. 1911 im Licht in 100 % Sauerstoff ausgesäten 100 oberen und unteren Samen (mit Wand) waren am 1. III. gekeimt: 11 untere; am 4. III.: 21 untere. Erst als am 6. III. die unteren ihre Keimung einstellten, begannen von den oberen 2 zu keimen, und am 12. III. waren 12 gekeimt. Von dem Kontrollversuche dazu in Luft war bis dahin nur 1 „unterer“ Same gekeimt.

Tabelle 58.

Es waren gekeimt in % am:	I. Samen mit Kapselwand		II. Samen ohne Kapselwand	
	o	u	o	u
20. IV. 10	—	—	—	—
21.	—	—	2	2
22.	—	2	22	2
23.	—	6	32	6
24.	—	10	38	8
25.	—	16	46	16
26.	—	18	46	24
27.	—	20	52	24
28.	2	22	54	30
29.	2	24	56	32
30.	4	24	56	34
1. V.	6	26	58	34
4.	10	30	60	38
9.	10	32	60	42
14.	12	38	66	42
23.	16	38	66	42
1. VIII.	20	38	66	42
15. IX.	26	38		
8. XI.	26	38		
9. XII.	28	38		
30. I. 11	28	38		

Rapistrum rugosum. Keimversuch vom 19. IV. 10 bis 1. VIII. 10 bezw. bis zum 30. I. 11 mit je 50 Samen der oberen (o) und unteren (u) Früchte.

Der Sauerstoff gleicht somit auch bei diesen Früchten ihre verschiedene Keimdifferenz nicht aus, sondern fördert die Keimung beiderlei Früchte und zwar wahrscheinlich in demselben Maße.

Cardamine L. (**Sinapeae-Cardamininae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil III. Abt. 2. p. 184).

Cardamine chenopodifolia Pers.

Diese Crucifere ist eine amphikarpe Pflanze, deren „Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane“ A. Grisebach (S. 723) schon im Jahre 1878 näher untersucht hat. Es sei hier nur erwähnt, daß außer der normalen Schotenbildung an den oberirdischen Teilen auch „aus der grundständigen Blattrosette eine zweite Art von Früchten in Gestalt von Schötchen erzeugt werden“, und „daß die letzteren sich in die Erde eingraben“. (A. Grisebach, S. 723. Siehe Figur 119 in Engler-Prantl, natürl. Pfl., Teil III, Abt. 2, S. 184, und Goebel, S. 747 und 748.)

Die unteren Schötchenfrüchte gehen aus kleistogamen Blüten hervor, während die oberirdischen Blüten der Fremdbestäubung zugänglich sind. (Vergl. hierzu Ludwig.) In den gewöhnlichen Schoten findet man 8—16 Samen. Der einzelne Samen ist flach, kreisrund bis ellipsoidisch gestaltet und es läuft um seinen Rand eine Zone von Zellen, die, wenn die Frucht angefeuchtet liegt, zu einem Schleimhof anquellen und Schleim absondern. Die unterirdischen bleichfarbigen Schötchen besitzen nur zwei Samenanlagen, die beide oder zuweilen auch nur eins von beiden zum Samen ausgebildet werden. Diese unterirdisch gereiften Samen sind viel dicker als die oberirdischen und haben etwa die Gestalt einer Bohne.

Tabelle 59.

Es waren gekeimt am:	im Licht		im Dunkeln	
	oberird. Samen	unterird. Samen	oberird. Samen	unterird. Samen
5. II. 11 7 Uhr nachm.	—	—	—	—
6. 10 „ vorm.	—	64	—	40
6. 5 „ nachm.	—	93	—	64
7. 9 „ vorm.	—	97	—	78
7. 8 „ nachm.	1	99	—	82
8. 10 „ vorm.	2	99	—	82
9.	4	99	—	83
10.	5	99	—	83
11.	6	99	—	83
15.	8	99	—	83
17.	11	99	2	83
18.	15	99	3	83
22.	19	99	6	83
1. III.	20	99	6	83
8.	29	99	7	83
14.	40	99	7	83
18.	49	99	8	83
23.	56	99	8	83
26. IV.	56	99	8	83

Cardamine chenopodifolia. Keimversuch vom 1. II. bis 26. IV. 1911 mit je 100 ober- und unterirdischen Samen.

Am 13. IV. 1910 wurden im bot. Garten zu Münster Samen von oberirdischen Früchten ausgesät und am 12. VIII. sowie im September von ihnen zweierlei Früchte neu eingesammelt, die beide vollkommen reif waren. Das Gewicht eines oberirdischen Samens betrug 0,832 mg, das eines unterirdischen 3,137 mg. (In beiden Fällen Mittel aus zwei Wägungen zu je 100 Stück.)

Wenn auch schon Grisebach und Ludwig konstatiert haben (siehe oben angeg. Lit.), daß die sich aus den beiderlei Samen entwickelnden Keimpflanzen in ungleich schneller Weise aufwachsen, und zwar die aus den unterirdischen Samen rascher, so habe ich die verschiedenartige Keimungsenergie und Keimkraft bei Kulturen im Licht und im Dunkeln einer näheren Untersuchung unterzogen und ähnliche Resultate wie Grisebach und Ludwig erzielt.

Am 1. II. 1911 wurden je 100 Samen der oberirdischen und unterirdischen Früchte im Licht und im Dunkeln auf gereinigtem und mit destilliertem Wasser angefeuchtetem Seesand ausgesät. Material vom September 1910 aus dem bot. Garten zu Münster. Tabelle 59 enthält das Ergebnis der Keimung dieser zweierlei Früchte.

Die unterirdischen Samen keimen im Licht und im Dunkeln stets auffallend schneller und besser als die oberirdischen. Dunkelheit verzögert die Keimung und erniedrigt das Keimprozent, und zwar bei den oberirdischen relativ mehr als bei den unterirdischen. (Keimverhältnis am 22. II. 1911 der oberirdischen zu den unterirdischen Samen = 19 : 99 % im Licht und = 6 : 83 % im Dunkeln.) Während Lichtabschluß das Keimprozent der unterirdischen Samen von 99 auf 83 herabsetzt, wird das der oberirdischen von 56 auf 8 erniedrigt. Die Samen des Lichtversuches standen vom 22. II. bis 25. II. im Thermostaten (Temperatur 34° C.), ohne daß dadurch eine schnellere und gleichmäßigere Keimung erfolgte. Erst als sie am 25. II. wieder in die Zimmertemperatur und an das Licht zurückgestellt wurden, begannen die oberirdischen Samen wieder zu keimen. Bei einem anderen am 14. VIII. 1910 mit frischem Samen vom 12. VIII. 1910 aus dem bot. Garten zu Münster im Licht und im Dunkeln angesetzten Versuche, bei dem das Material auf mit konzentr. Knopscher Lösung (10 : 1 normaler) durchtränktem Seesand lag, war das Keimverhältnis der unterirdischen zu den oberirdischen am 30. VIII. = 0 : 0 im Licht und im Dunkeln; am 6. IX. = 38 : 4 im Licht und = 0 : 0 im Dunkeln; am 24. IX. = 75 : 25 im Licht und = 0 : 0 im Dunkeln; am 6. X. = 75 : 36 im Licht und = 4 : 0 im Dunkeln; am 16. X. = 79 : 47 im Licht und = 21 : 4 im Dunkeln; am 1. XI. = 79 : 54 im Licht und = 75 : 11 im Dunkeln.

III. Chenopodiaceae.

Atriplex L. Sectio **Dichospermum.** **(Cyclolobeae-Atripliceae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil III. Abt. 1a. p. 64).

Atriplex hortensis L.

Die Gattung *Atriplex* in der Sektion *Dichospermum* gehört wegen der vielerlei Samen und deren eigenartiger Keimung zu den interessantesten heterokarpen Pflanzen. Über die Verschiedenheit ihrer ihm scheinbar nur wenig bekannten polymorphen Früchte schreibt zuerst Moquin Tandon (p. 90) kurz: „in femineis (floribus) nunc bracteae fructiferae omnino distinctae, calyx nullus et semen verticale; nunc calyx 5-phyllus et semen horizontale“.

Von Clos (p. 441) wurden dann im Jahre 1857 zweierlei Sorten von Früchten entdeckt, nämlich gelb und schwarz aussehende, und unabhängig von ihm im Jahre 1865 von J. Lange (p. 12) mehrere ungleiche Früchte beobachtet. Schließlich veröffentlichte Scharlock (p. 317) im Jahre 1873 eine Abhandlung über den dreifach gestalteten Samen von *Atriplex nitens* Schkuhr.

Eine ziemlich eingehende Beschreibung der Früchte geben uns Clos und Scharlock, doch da ihre Berichte nicht ganz vollständig sind, möchte ich sie hier zum Teil wiederholen, zum Teil aber auch durch eigene neue Beobachtungen ergänzen. Was übrigens noch die verschiedenerlei Blüten und die zweifache Stellung der Samen in ihnen anbetrifft, wie dieses beides in der Sektion *Dichospermum* auftritt, so hat darüber noch Eichler (p. 80 u. 82) genauere Untersuchungen angestellt. Erwähnt sei ferner, daß die Samen der hier beschriebenen *Atriplex hortensis* denen der *Atriplex nitens* Schkuhr völlig gleichgestaltet sind.

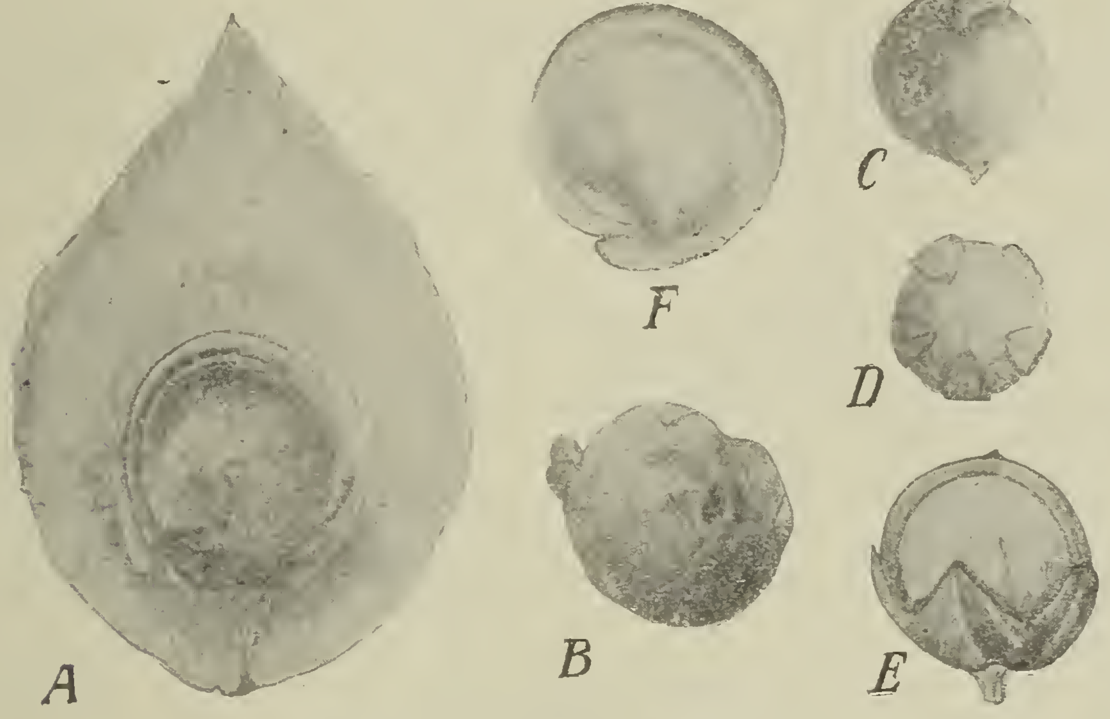


Fig. 18. *Atriplex hortensis.*

A gelbe vertikale Frucht an einem Vorblatt festgeheftet. *B* gelbe vertikale Frucht. *C* schwarze vertikale Frucht, beide aus den zwei Vorblättern herausgenommen. *D* schwarze horizontale Frucht mit Perigon. *E* gelbe horizontale und *F* gelbe vertikale Frucht mit Perigon. *A* 5 mal vergr. *B*—*F* 7 mal vergr.

Um das Auftreten mehrerer Fruchtformen mit ihren spezifischen Verschiedenheiten zu verstehen, müssen wir zunächst die Blüte der *Atriplex* ins Auge fassen. Außer ♂ mit einem fünfteiligen Perigon umgebenen Blüten kommen ☿ Blüten vor, die wie ♂ Blüten von einem fünfgliedrigen Perigon umgeben sind. Verkümmern bei letzteren die Staubblätter, so werden ihre Blüten ♀. Außer diesen ♀ Blüten finden sich nun noch andere ♀, die das Perigon verloren haben, aber statt dessen von zwei bei der Reife sich noch vergrößernden Vorblättern eingeschlossen sind. Die aus den ♀ und ☿ Blüten hervorgehenden Samen erfahren noch durch ihre Stellung oder Richtung ihrer ursprünglichen Anlage, d. h. ob sie in der Blüte eine horizontale oder vertikale Stellung einnehmen, einen bemerkenswerten Unterschied. Die mit einem Perigon umgebenen, also die ☿ und die aus anderen ☿ hervorgegangenen ♀ Blüten bringen nur horizontale Samen hervor, Blüten mit Vorblättern dagegen, also die rein weiblichen Blüten, vertikale. Die letzteren Blüten liefern mit ihren vertikalsitzenden Früchten die bei weitem größte Anzahl von Samen auf der Pflanze. Die eine Sorte von ihnen ist gelbbraun, flach zusammengedrückt und am Rande abgerundet, in der Mitte etwas konkav; ferner ist dieser Samen mit einem kurzen dünnen Stiel an die ihn einschließenden beiden Vorblätter angeheftet, wie Fignr 18, *A* es darstellt. (Bei der Zeichnung ist das eine Vorblatt der Übersicht halber fortgelassen.) Den Samen ohne Vorblatt stellt Figur 18, *B* dar. Die andere Sorte ist schwarz, fast kugelrund, und ihre Oberfläche glatt. (Fig. 18, *C*.)

Übersicht

über die bei *Atriplex hortensis* (und *nitens*) vorkommenden Blüten, nach der horizontalen bezw. vertikalen Stellung der Samen in der Blüte und des vorhandenen Perigons bezw. der Vorblätter geordnet.

(+ = vorhanden, ○ = nicht vorhanden.)

Blüte	Perigon	Vorblätter	Verhalten			
			1. normal		2. außergewöhnlich	
			Stellung der Samen	Aussehen	Stellung der Samen	Aussehen
1. ♁	+	○	—	—	—	—
2. ☿	+	○	horizontal	schwarz (flach)	horizontal vertikal	gelbbraun
3. ♀ (aus ☿ hervorgegg.)	+	○	horizontal	schwarz (flach)	horizontal vertikal	gelbbraun
4. ♀	○	+	vertikal	a. gelbbraun b. schwarz (stark gew.)	—	—

Die aus den zwittrigen und weiblichen Blüten ohne Vorblätter aber mit Perigon hervorgehenden Früchte sind auch schwarz, aber etwas zusammengedrückt und sitzen horizontal. Ihrer Größe nach sind sie ein wenig kleiner als die schwarzen vertikalen Samen. An der reifen Frucht bleibt die fünfzählige Blütenhülle angeheftet, löst sich aber leicht von derselben los. (Fig. 18, *D*). Alle schwarzen Früchte haben eine harte Schale, die gelbbraunen dagegen eine weiche.

Außer diesen bisher schon bekannten Samen fand ich noch gelbbraune, die aus zwittrigen und weiblichen Blüten mit Perigon hervorgegangen waren, die aber teils eine horizontale, teils eine vertikale Stellung in der Blütenhülle innehaben. (Fig. 18, *E* und *F*.) In Form und Größe sind sie den aus den weiblichen Blüten mit Vorblättern entstammenden gelbbraunen Samen gleich. Sie kamen an den von mir untersuchten einzelnen Pflanzen nur in geringer Zahl vor. Obenstehendes Schema möge eine Übersicht über die verschiedenen Blüten und Früchte der *Atriplex hortensis* geben.

Was das verschiedene Gewicht der polymorphen Früchte anbetrifft, so wiegt eine gelbbraune Frucht 549 mgr, eine schwarz-vertikale 265 mgr und eine schwarz-horizontale 220 mgr (Mittel aus je 100 Stück).

Hinsichtlich der Stellung der dreierlei aus fünf verschiedenen Blüten hervorgegangenen Samen an den Zweigen der *Atriplex hortensis* bezw. *nitens* bin ich zu keinem genauen Ergebnis gekommen. Wenn auch Volkens (p. 64) in Engler-Prantl's „natürlichen Pflanzenfamilien" schreibt: „Die Verteilung der verschiedenen Blütenformen ist wohl nirgends ganz regellos" und Eichler (p. 83) über die Blütenstände der *Atriplex*, die man gewöhnlich als Dichasien bezeichnet, speziell über die der Gruppe *Dichospermum (Atriplex hortensis* u. a.) sagt: „Diejenigen Blüten, welche ein Perigon haben, gehören dem Dichasium selbst an, und nur die perigonlosen, aber mit dem Vorblatt Involukrum versehenen ♀ Blüten treten als Beisprosse auf", so habe ich bei der Untersuchung der Stellung schon allein der schwarzen horizontalen Samen keine bestimmte Anordnung derselben in den einzelnen Blütenknäueln herausfinden können. Sie standen regellos beieinander.

Über die Keimung der dreierlei Früchte ist bisher wenig bekannt geworden. Clos (p. 442) gibt für die von ihm unterschiedenen beiden Fruchtformen, für die schwarz-vertikalen und gelben, nur an, daß bei drei Keimversuchen die gelben Samen bald zu keimen begannen, die schwarzen sich dagegen stets keimunfähig gezeigt hätten, und er sucht den Grund dafür in der Verschiedenheit des Endosperms beider Sorten. Auch A. F. Pavolini (p. 3), von dem mir nach Abschluß meiner Arbeit ein kleiner Aufsatz „Contributo allo studio della Eterocarpia" in die Hände kam, schreibt in demselben: „Molto interessante è il caso dell' eterospermia dell' *Atriplex* citato da varî autori e studiato dal Pons p. 33 und 405 nel quale i semi di una data forma sono tutti sterili, perchè mancanti di embrione; questi semi sterili sonno piccolo, neri, mentre gli altri sono pin larghi, lenticolari e di colore giallo."

Die von Clos und Parolini, bezw. von Pons ausgesprochene Ansicht, die schwarzen Samen seien steril und es fehle bei ihnen der Embryo, hat sich durch die von mir angestellten Keimversuche mit ihren positiven Ergebnissen als falsch erwiesen. Gern wäre ich hier noch auf den Inhalt einer Arbeit über *Atriplex* von M. Fúcskó (p. 98–99) eingegangen, deren Titel ich ebenfalls erst nach Abschluß meiner Versuche in Justs bot. Jahresbericht von 1911 las, doch da mir die ungarische Sprache, in der die Schrift erschienen, fremd ist, mußte ich diese Schrift unbeachtet lassen.

Es wurden zunächst je 100 gelbe vertikale, schwarze vertikale und schwarze horizontale Samen im Licht und im Dunkeln ohne jegliche Vorbehandlung am 19. XI. 1909 ausgesät. Dabei zeigte sich, daß dic Keimung der dreierlei Fruchtformen im Licht schneller erfolgt als im Dunkeln. Während die gelben jedoch nach kurzer Keimdauer (nach 3 Tagen) im Licht und Dunkeln fast völlig gleich weiter keimen, bleiben die beiden schwarzen Samensorten im Dunkeln stets hinter denen im Licht zurück, und zwar die schwarzen horizontalen im allgemeinen relativ mehr als die schwarzen vertikalen. Den genauen Keimverlauf ersieht man aus Tabelle 60.

Die gelbbraunen vertikalen Früchte keimen immer auffallend rascher und meist auch besser sowohl als die schwarzen vertikalen wie auch als die schwarzen horziontalen, ferner sind die schwarzen vertikalen wieder den schwarzen horizontalen gegenüber im Vorteil.

Tabelle 60.

Es waren gekeimt am:	im Licht			im Dunkeln			Temperatur in C. ° im Thermostaten
	ge. v.	s. v.	s. h.	ge. v.	s. v.	s. h.	
19. XI. 1909	—	—	—	—	—	—	
20.	8	—	—	4	—	—	
21.	36	1	—	29	1	—	
22.	80	1	1	83	2	—	
23.	89	4	2	90	4	1	
24.	91	8	2	93	5	1	
25.	91	10	3	94	9	1	
26.	94	22	5	94	13	3	
27.	95	29	6	94	16	4	
28.	95	38	6	94	18	5	
29.	95	40	9	94	23	5	
30.	95	40	10	95	26	6	
1. XII.	95	40	11	95	28	6	
2.	95	40	11	95	30	6	
3.	95	42	11	95	30	6	
4.	95	42	11	95	30	7	
15.	96	42	11	95	30	7	
15. I. 1910		42	12		30	7	
2. II.		43	12		33	7	33°
14. IV.		49	15		36	7	32°
25.		57	27		37	7	32°
5. V.		76	57		37	9	31°
14.		88	76		47	16	31°
24.		89	78		56	18	31°
9. VI.		89	82		62	24	31°
2. VII.		91	82		66	25	31°
1. VIII.		91	94		85	25	19,5°
2.		95	95		94	49	33°
3.		97	96		95	74	32,5°
12.		97	96		95	81	32,5°

Atriplex hortensis. Keimversuch vom 19. XI. 1909 bis 12. VIII. 1910 mit je 100 gelben vertikalen (ge. v.), schwarzen vertikalen (s. v) und schwarzen horizontalen (s. h.) Früchten.

(Eine Übersicht über diesen zwar verschiedenartigen, aber doch gleichförmigen Keimverlauf gibt die Kurventafel V.) Der mit den gelben Samen angesetzte Licht- und Dunkelversuch wurde am 15. XII. 1909 abgebrochen. Alle bis zum 15. I. 1910 nicht gekeimten schwarzen Früchte wurden an dem Tage in den Thermostaten gestellt, der auf einer Temperatur von 31—33° C. gehalten wurde. Die Temperaturerhöhung hatte eine beschleunigende Wirkung in der Keimung zur Folge, die indessen sehr gering war bei den schwarzen horizontalen, die vorher im Dunkeln gestanden. Anfang des Monats April wurden die Früchte einige Tage nicht angefeuchtet, so daß sie im Thermostaten hart trocken wurden. Als sie dann vom 14. IV. ab wieder auf feuchtem Fließpapier lagen, keimten sie außergewöhnlich schnell weiter. Ebenso wurde noch einmal eine Keimbeschleunigung hervorgerufen, als die Temperatur im Thermostaten am 30. VII. auf 19° C. sank und erst am 1. VIII. wieder auf 33° C. erhöht wurde.

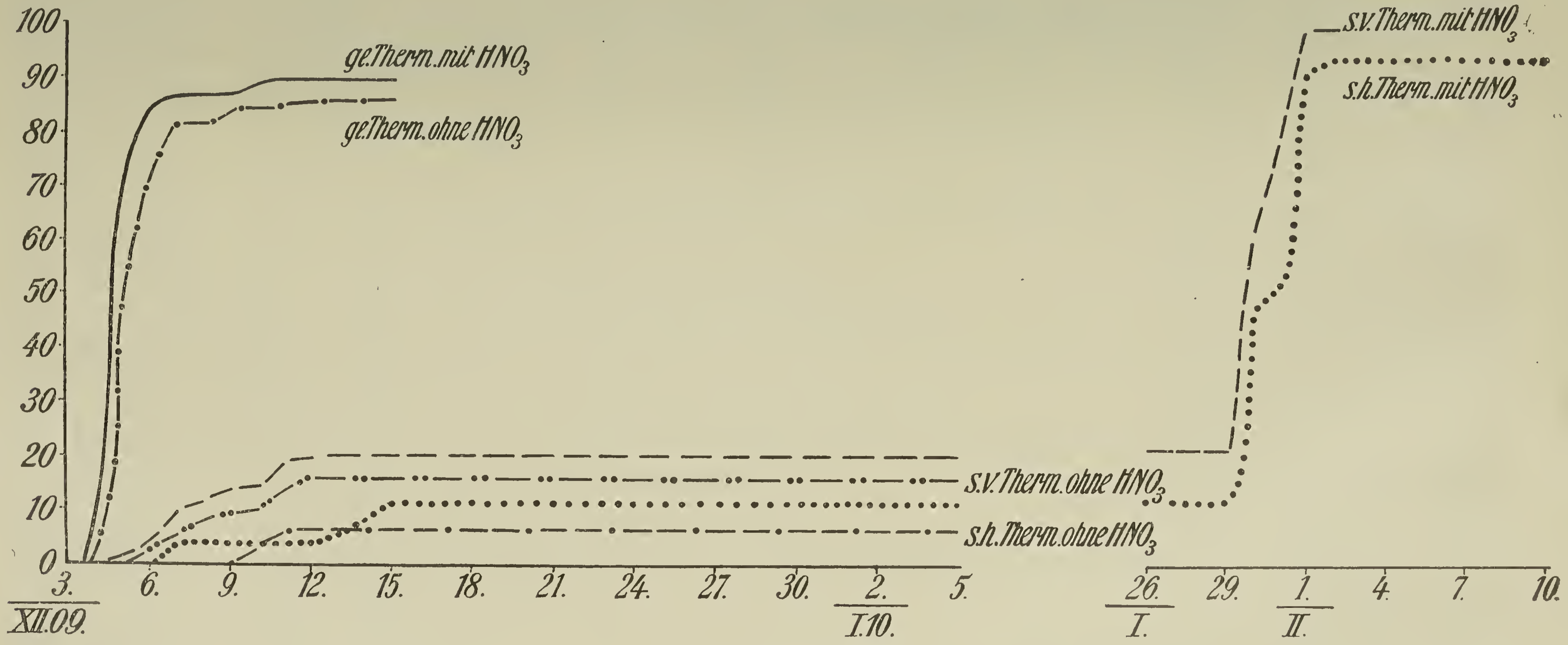
Tabelle 61.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	Im Thermostaten						Temperatur in C° in Thermostaten
	I. mit HNO_3 Behandlung			II. ohne HNO_3 Behandlung			
	ge. v.	s. v.	s. h.	ge. v.	s. v.	s. h.	
3. XII. 09	—	—	—	—	—	—	21°—22° C
4.	11	—	—	2	—	—	
5.	69	2	—	48	—	—	
6.	84	4	—	72	4	—	
7.	87	10	4	82	6	—	
8.	87	12	4	82	8	—	
9.	87	14	4	84	10	—	
10.	89	14	4	84	10	4	
11.	90	18	4	86	14	6	
12.	90	20	4	86	16	6	
13.	90	20	6	86	16	6	
14.	90	20	8	86	16	6	
15.	90	20	12	86	16	6	
15. I. 10		20	12		18	6	
17.		22	12		18	8	33°
28.		22	12		18	8	"
29.		22	12		18	8	"
30.		62	46		18	8	"
31.		80	52		18	8	"
1. II.		100	92		18	8	"
11.		100	94		18	8	"
14. IV.					20	10	32°
25.					28	14	32°
14. V.					48	22	31°
9. VI.					52	28	31°
25.					54	28	31°
30. VII.					54	28	31°
2. VIII.					90	30	33°
6.					100	76	33°
19. X.					100	76	33°

Atriplex hortensis. Keimversuche vom 3. XII. 09 mit gelben vertikalen = (ge. v.), schwarzen vertikalen = (s. v.) und schwarzen horizontalen = (s. h.) Früchten; I. mit 100 ge. v. und je 50 s. v. und s. h., II. mit je 50 ge. v., s. v. und s. h.

Durch Temperaturerhöhung und abwechselndes Verweilen der Samen in niedriger Temperatur wurde das Keimverhältnis vom 15. I. 1910 der schwarzen vertikalen zu den schwarzen horizontalen = 42 : 12 im Licht und = 30 : 7 im Dunkeln auf 97 : 96 im Licht und auf 95 : 81 im Dunkeln gebracht.

Da die Keimdifferenz durch abwechselndes Verweilen der Früchte in höherer und niedrigerer Temperatur, wie wir sahen,



Kurventafel V.

Atriplex hortensis. Keimversuche vom 3. XII. 09 mit gelben vertikalen (ge. v.), schwarzen vertikalen (s. h.) und schwarzen horizontalen (s. h.) Früchten. (Näheres siehe Text und Tabelle 61.)

wesentlich verringert wird, wurde ein Versuch angesetzt, bei dem sich die Samen zuerst in Temperatur von 21—22° C befanden, darauf in Zimmertemperatur von 17° C und schließlich wieder in höherer Temperatur im Themostaten von etwa 32° C. Außerdem wurde noch versucht, ob durch vorherige Behandlung mit HNO_3 sich der Keimunterschied noch verringern lasse.

Es wurden zu jedem Versuche von den dreierlei Samen, je 50 Stück verwandt, zu dem Salpetersäure-Versuch von den gelbbraunen 100 Stück. Die mit Salpetersäure vorbehandelten Früchte hatten vor der Aussaat zwei Stunden lang in 0,3 Mol HNO_3-Lösung gelegen und waren darauf hinreichend abgewaschen worden.

Versuchsbeginn am 3. XII. 1909. Die Ergebnisse dieser Versuche bringt Tabelle 61 und die Kurventafel V.

Tabelle 62.

Es waren gekeimt am:	im Licht auf Fließpapier		im Licht auf Seesand	
	s. v.	s. h.	s. v.	s. h.
14. XII. 09	—	—	—	—
15.	21	19	14	23
16.	46	41	47	45
17.	69	61	66	59
18.	83	75	80	78
19.	93	81	89	81
20.	94	82	91	84
21.	94	85	93	85
22.	95	85	94	87
23.	95	85	95	87
29.	95	85	96	87
15. I. 10	96	85	96	88
25.	96	86	96	88

Atriplex hortensis. Keimversuch vom 14. XII. 09 bis 25. I. 10. mit je 100 angeritzten, schwarzen vertikalen (s. v.) und schwarzen horizontalen (s. h.) Samen.

Alle mit HNO_3 behandelten Samen keimen etwas schneller und besser; im übrigen ist das Keimverhältnis dasselbe wie bei gewöhnlicher Keimung (vergl. Tabelle 60).

Die Früchte standen vom 10.—15. I. in einem Keimraum von etwa 17° C, und vom 15. I. ab wieder im Thermostaten von 31—33° C. Die mit HNO_3 vorbehandelten schwarzen vertikalen und schwarzen horizontalen Samen wurden am 28. I. 1910 mit einer Feile angeritzt. Es erfolgte daraufhin eine ungemein schnelle und fast gleichmäßige Keimung dieser beiden verschiedenartigen Fruchtformen. (Man muß bei der Beurteilung der Anzahl der Keimlinge in Betracht ziehen, daß bis zum 28. I. von den schwarzen vertikalen bereits 22, von den anderen aber erst 12 gekeimt waren.) Schon am 11. II. war das Keimverhältnis dieser beiden Fruchtsorten = 100 : 94, ein Zeichen dafür, daß ihrer Schale bei der Keimung eine äußerst große Bedeutung beizulegen ist.

Die Wichtigkeit der Schale für die Keimung der zweifachen schwarzen Samen wurde durch zwei besondere Versuche bestätigt, indem je 100 von ihnen im Licht auf Fließpapier und auf Seesand ausgesät wurden, nachdem sie alle vorher mit einer Feile angeritzt und sie dadurch einer gleichmäßigeren Einwirkung des Wassers unterworfen worden waren. Zum Anfeuchten des Keimbettes wurde Knopsche Nährlösung verwandt.

Versuchsbeginn am 14. XII. 1909. Tabelle 62 enthält das Ergebnis beider Versuche.

Im Vergleich zu der normalen Keimung der intakten schwarzen vertikalen und schwarzen horizontalen Samen ist der Keimverlauf der angefeilten zuerst merkwürdig übereinstimmend. Die schwarzen vertikalen keimen nur noch um verhältnismäßig wenige Prozente schneller als die schwarzen horizontalen.

Atriplex nitens Schkuhr.

Die Früchte der *Atriplex nitens* sind, wie schon oben bemerkt, denen der *Atr. hortensis* in jeder Beziehung gleichgestaltet, und es verläuft ihre Keimung in derselben Weise. Hier mögen nur noch die Ergebnisse einiger mit den Samen dieser Spezies ausgeführten Keimversuche in Sauerstoff mitgeteilt werden, und zwar habe ich mich, da ich die aus dem bot. Garten zu Münster im Oktober 1910 eingeernteten schwarzen Früchte selbst in reinem Sauerstoff und im Thermostaten nur in geringer Prozentzahl (bis 7 %) zum Keimen bringen konnte, auf die Keimung der gelben vertikalen beschränkt. Es stellte sich nämlich heraus, daß diese mit einer

Tabelle 63.

Es waren gekeimt am:	im Licht			
	in Luft	in 60_0 %	in 80_0 %	in 100_0 %
21. I. 1911	—	—	—	—
22.	—	1	—	—
23.	—	4	1	1
24.	1	4	2	2
25.	2	4	2	3
26.	3	6	2	7
27.	11	6	2	7
28.	19	6	2	8
29.	42	7	3	9
30.	45	7	5	10
31.	59	8	6	10
1. II.	77	9	7	10
2.	87	10	7	10
6.	98	18	15	17
7.		22	18	20
9.		31	20	20
13.		55	32	25
15.		71	33	25
17.		80	36	28
21.		90	52	30
1. III.		96	72	30

Atriplex nitens. Keimversuch vom 21. I. bis 1. III. 1911 mit je 100 gelben vertikalen Früchten.

weichen dünnen Schale umgebenen Früchte in Sauerstoff langsamer und schlechter als in Luft keimen, eine Erscheinung, die sich bei anderen Früchten, z. B. denen der Kompositen, nur dann gezeigt hatte, wenn die Fruchtschale von der Frucht entfernt worden war. Tabelle 63 veranschaulicht die Ergebnisse mehrerer in einem mit größerem und geringerem Sauerstoffgehalt versehenen Keimraum angestellter Versuche, zu denen je 100 gelbe Samen verwandt wurden. Versuchsbeginn am 21. I. 1911.

Trotz anfänglich mannigfacher Schwankungen (z. B. in 80 % im Vergleich zu denen in 100 %) in den Keimprozentzahlen kann man an der Hand der Tabelle 63 feststellen, daß je größer der Sauerstoffgehalt des Keimmediums ist, die Früchte langsamer (in der Tabelle 63 besonders vom 7. II. ab) und schlechter keimen. Während sie in Luft schon am 6. II. zu 98 % gekeimt sind, beträgt das Keimprozent der in 60 % Sauerstoff gekeimten 96, das der in 80 % nur 72 und jenes der in 100 % Sauerstoff gekeimten ist sogar auf 30 herabgesetzt. Diese Tatsache wurde durch mehrere Wiederholungsversuche bestätigt.

Axyris L. (**Cyclolobeae-Atriplicinae,** Engler-Prantl, natürl. Pflanzenf. Teil III. Abt. 1a. p. 67).

Axyris amarantoides L.

Die Pflanze bringt zweierlei Fruchtformen hervor, die schon von W. Crocker (I, p. 265—291) genauer untersucht worden sind, der auch einige Keimversuche angestellt hat. Die eine Sorte ist annähernd rund, doch zusammengedrückt, die andere ist auch flach geformt, aber mehr ellipsoidisch gestaltet und am oberen Ende fast herzförmig geflügelt. Crocker hat den Standort der Früchte auf der Pflanze näher untersucht und gefunden, daß auf den entfernteren Teilen der Zweige allein die runden und auf den dem Stamm nahe anliegenden Teilen nur die länglicheren ellipsoidischen sitzen.

Eine Übersicht über Crockers erzielte Keimresultate gibt beifolgende Tabelle. (Aus Crockers Abhandlung: I. 1906, entnommen; daselbst Tabelle IX.)

Temp. 18—22°	coats	Per cent germinated after					
		1 day	3 days	6 days	14 days	20 days	30 days
A. längliche Früchte.	entire	0	76	92	94	96	96
	broken	14	100	100	100	100	100
B. runde Früchte.	entire	0	0	0	0	0	0
	broken	55	100	100	100	100	100

Im übrigen verweise ich hier auf die bereits in der Einleitung S. 23 mitgeteilten Ergebnisse Crockers, die ich hier durch einige eigene ergänzen möchte.

Es wurden 90 runde und 100 längliche Früchte, nach dem sie $1/2$ Stunde lang sterilisiert worden waren, im Licht auf Fließpapier ausgesät. Material vom Jahre 1910 aus dem bot. Garten zu Krakau.

Versuchsbeginn am 12. IV. 1911. Den Keimverlauf ersieht man aus Tabelle 64.

Im Gegensatz zu den Keimungsversuchen von Crocker, bei denen die runden Früchte nur keimten, wenn ihre Schale verletzt worden war (siehe Seite 231 in der Tabelle unter B), keimten beiderlei Früchte meines Materials in intaktem Zustande, und zwar die länglicheren ellipsoidischen viel schneller und besser als die runden. Am 15. V. 1911 war das Keimverhältnis der langen zu den runden Früchten = 98 : 8. An dem Tage wurden von den bis dahin nicht gekeimten runden Samen 25 angeritzt, und es zeigte sich nun, daß innerhalb drei Tagen von diesen 9, d. h. 36 $^0/_0$, gekeimt waren. Allerdings erfolgte bis zum Abbruch des Versuches am 15. VI. 1911 keine weitere Keimung der anderen.

Tabelle 64.

Es waren gekeimt in $^0/_0$ am:	im Licht	
	runde Fr.	lange Fr.
12. IV. 11	—	—
13. 3 Uhr nachm.	1	19
13. 11½ „ „	2	31
14. 10 „ vorm.	6	48
14. 9 „ nachm.	7	86
15.	8	91
16.	8	97
17.	8	98
15. V.	8	98
	angeritzt	
17. V.	20	
18.	36	
15. VI.	36	

Axyris amarantoides L. Keimversuch vom 11. IV. bis 15. V., bezw. 15. VI. 1911 mit 90 runden und 100 langen Früchten.

C. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

1. Für die Keimung verschiedenartiger Früchte und Samen bei derselben Spezies lassen sich keine ganz allgemein gültigen Gesetze aufstellen.

In der Regel sind allerdings größere oder geringere Unterschiede im Keimverlauf vorhanden. Sie zeigen sich entweder in der Schnelligkeit, mit der die verschiedenartigen Früchte bezw. Samen zu keimen beginnen, d. h. in der Keimungsenergie, oder in der Zahl der Keimlinge, die nach einer bestimmten Zeit vorhanden sind, d. h. in der Keimkraft, oder in beiden Punkten.

Eine mannigfache Verschiedenheit in der Keimung tritt besonders bei den heterokarpen Kompositen auf, die sich sowohl bei den verschiedenerlei Früchten ein- und derselben Pflanze als auch im Verhalten verschiedener heterokarper Spezies innerhalb derselben Gattung zeigt.

So ist der Keimverlauf der unter sich sehr ähnlichen Scheiben- und Randfrüchte von *Charieis heterophylla* fast völlig gleich. Andererseits finden wir bei anderen Arten mit ebenfalls unter sich ziemlich ähnlichen Scheiben- und Randfrüchten merkliche Abweichungen in der Keimung. Die Scheibenfrüchte der *Podolepis canescens* keimen z. B. schneller und besser (in höherer Prozentzahl) als die Randfrüchte; ebenso verhält es sich bei *Tolpis barbata,* wo sich die beiderlei Früchte allein durch das Vorhandensein bezw. den Mangel eines Pappus unterscheiden; ferner ist bei den Scheibenfrüchten der *Crepis rubra* und *Gutierrezia gymnospermoides* wenigstens die Keimungsenergie größer als die der Randfrüchte, obgleich bei der ersteren Art der äußere Unterschied nur darin besteht, daß ihre Scheibenfrüchte langgeschnäbelt sind, während die sonst gleich aussehenden Randfrüchte einen kurzen Hals besitzen, bei der letzteren Art dagegen die Scheibenfrüchte eine behaarte Oberfläche haben, die sonst gleichen Randfrüchte kahl und glatt sind.

Daß auch allein schon ein Stellungsunterschied völlig gleicher Früchte auf einem Blütenköpfchen einen verschiedenen Keimverlauf zur Folge haben kann, beweist *Taraxacum officinale.* Die ganz am Rande des Blütenköpfchens stehenden Früchte keimen am schnellsten, die in der Mitte sitzenden am langsamsten, und die dazwischen sich befindenden mit einer mittleren Energie, während die Keimkraft aller Früchte fast dieselbe ist.¹)

Mit einem auffälligen äußeren Unterschied ist bei polymorphen Kompositenfrüchten auch stets eine Differenz in der Keimung verbunden. Dann zeigen 1. gewöhnlich die Scheibenfrüchte eine größere Keimungsenergie und Keimkraft als die Randfrüchte, welchen Keimungsbedingungen man auch die beiderlei Früchte bezw. Samen unterwerfen mag (z. B. bei *Dimorphotheca pluvialis, Heterotheca Lamarckii, Achyrachaena mollis, Ximenesia encelioides, Synedrella nodiflora,* den meisten Layia- und Chrysanthemum-Arten, bei *Zinnia elegans* und *Zinnia verticillata,* bei *Geropogon* und vielen anderen); oder es keimen 2. die Scheibenfrüchte schneller, aber nicht besser als die Randfrüchte *(Buphthalmum salicifolium);* oder es kommt 3. vor, daß die Scheibenfrüchte zwar schneller, die Randfrüchte aber besser keimen (z. B. bei *Gutierrezia gymnospermoides, Chardinia xeranthemoides);* oder es erfolgt 4. die Keimung der Scheibenfrüchte langsamer, aber doch nicht schlechter als die der Randfrüchte (z. B. *Zinnia pauciflora);* schließlich fand ich 5. noch

---

¹) Da ich über die verschiedenartige Keimung der Früchte von *Taraxacum officinale* im speziellen Teil dieser Arbeit keine Angaben mitgeteilt habe, führe ich hier von 3 Versuchen das Ergebnis eines am 1. VI. 1910 (mit je 50 frisch geernteten Früchten) angesetzten Versuches an. Das Keimverhältnis war am 3. VI. von Scheibenfrucht: Übergangsfrucht: Randfrucht = 0 : 0 : 0; am 4. VI. vorm. 8 Uhr = 2 : 4 : 8; nachm. 6 Uhr = 7 : 8 : 10; am 6. VI. = 24 : 22 : 30; am 8. VI. = 67 : 68 : 70; am 10. VI. = 82 : 80 : 78; am 12. VI. = 87 : 86 : 88; am 14. VI. = 89 : 92 : 94; am 24. VI. = 93 : 94 : 98; am 1. VII. = 100 : 98 : 98.

zwei Arten, deren Scheibenfrüchte stets langsamer und in geringerer Prozentzahl keimen als ihre Randfrüchte, nämlich *Galinsoga parviflora* und *Hypochoeris glabra.*

Kommen bei Kompositen in derselben Gattung mehrere heterokarpe Spezies vor, so kann die Keimung der korrespondierenden Fruchtformen in sehr verschiedener Weise erfolgen.

Einmal zeigt sich bei Gattungen, wo zwischen den Früchten verschiedener Spezies kein spezifischer (morphologischer) Unterschied besteht, daß die Keimung ihrer polymorphen Früchte stets gleichsinnig verläuft, wie z. B. bei den Scheiben- und Randfrüchten der *Endoptera aspera* und *Endoptera Dioscoridis,* der *Thrincia hirta* und *Thrincia hispida,* der *Chrysanthemum viscosum* und *Chrysanthemum carinatum album,* der *Layia heterotricha* und *Layia platyglossa,* ferner bei den Flug-, Haken- und Larvenfrüchten von *Calendula officinalis* und *Calendula stellata.* Es erfolgt aber innerhalb der Gattung *Calendula* die Keimung der Flug-, Haken- und Larvenfrüchte bei *Calendula eriocarpa* und bei *Calendula suffruticosa* zwar im großen und ganzen ähnlich, doch weisen die verschiedenerlei korrespondierenden Früchte bei diesen beiden Spezies auch spez.-morphologische Unterschiede auf.

Wenn morphologische Differenzen zwischen den Früchten verschiedener Spezies einer Gattung auch nicht vorhanden sind, können diese doch einen wesentlich verschiedenen Keimverlauf zeigen, z. B. keimen die Scheiben- und Randfrüchte von *Zinnia verticillata* und *Zinnia parviflora,* auch die von *Chrysanthemum segetum grandiflorum* und *Chrysanthemum coronarium* nicht nur untereinander ungleich, sondern bei den beiden bezüglichen Arten derselben Gattung auch wieder in entgegengesetztem Sinne, indem z. B. die Scheibenfrüchte von *Zinnia verticillata* schneller, die der *Zinnia parviflora* aber langsamer als ihre Randfrüchte keimen, oder indem Dunkelheit die Keimung der Scheiben- und Randfrüchte von *Chrysanthemum coronarium* fördert, die von *Chrysanthemum segetum grandiflorum* dagegen verzögert.

Dieser verschiedene Keimverlauf bei fehlenden morphologischen Unterschieden von polymorphen Früchten mehrerer Arten derselben Gattung zeigt sich oft so regelmäßig, daß man daran die Spezies erkennen kann (z. B. bei Arten der Gattung *Layia*).

Andererseits können auch wieder gerade bei äußerer morphologischer Verschiedenheit der Früchte verschiedener Spezies einer Gattung Unterschiede in der Keimung auftreten. Die Gattung *Zinnia* liefert hierfür mit ihren Arten *Zinnia elegans* und *Zinnia pauciflora* ein gutes Beispiel, da die unter sich ganz unähnlichen Scheibenfrüchte der ersteren Art viel schneller, die der letzteren dagegen langsamer keimen als die zugehörigen Randfrüchte.

Wenn von polymorphen Früchten einer Spezies die einen langsamer keimen als die anderen, so behalten die langsamer keimenden ihre Keimkraft oft länger als die rascher keimenden *(Chardinia xeranthemoides).* Das zeigte sich auch bei *Dimorphotheca pluvialis,* deren Scheibenfrüchte gewöhnlich viel schneller und auch besser keimen als ihre Randfrüchte. Sechs Jahre alte Früchte derselben Art, die zur Keimung ausgelegt wurden, hatten nun zwar an Keimkraft verloren, die langsamer keimenden Randfrüchte indessen weniger als die Scheibenfrüchte, so daß bei der Keimung dieses älteren Materials die Randfrüchte gegenüber den Scheibenfrüchten relativ schneller und besser keimten im Verhältnis zu frischen Scheiben- und Randfrüchten.

2. Bei Keimversuchen mit polymorphen Früchten bezw. Samen ist das Alter derselben sehr zu berücksichtigen, da ein verhältnismäßig geringer Altersunterschied zweier Material-Mengen schon einen deutlichen Unterschied in der Keimung für die eine oder andere Fruchtform herbeiführen kann (z. B. bei *Heterospermum Xanthii*), so daß nur die Ergebnisse, die mit demselben oder einem gleichaltrigen Material erhalten werden, streng vergleichbar sind.

3. Einige Kompositen bringen außer den normalen noch abweichende Randfrüchte hervor, die den äußersten Umkreis des Blütenköpfchens einnehmen *(Dimorphotheca pluvialis* und *Dimorphotheca hybrida,* wo sie durch ihre relative Glätte auffallen). Diese äußersten Randfrüchte keimen bei *Dimorphotheca pluvialis* noch langsamer und noch schlechter als die mehr nach innen zu stehenden gewöhnlichen (viel stärker runzeligen) Randfrüchte. Der Unterschied zwischen Rand- und Scheibenfrüchten tritt also am schärfsten hervor, wenn man solche Randfrüchte mit den Scheibenfrüchten vergleicht.

4. Von solchen von dem normalen Typus abweichenden Früchten sind die Übergangsformen zu unterscheiden, die bei manchen Kompositen (z. B. *Sanvitalia procumbens, Rhagadiolus stellatus* und *Rhagadiolus edulis, Zinnia elegans* und verschiedene *Calendula*-Arten) auftreten, in ihrem Aussehen zwischen den anderen in dem Köpfchen gebildeten typischen polymorphen Früchten stehen und in relativ geringer Zahl vorkommen.

Sehen derartige Übergangsformen mehr wie die Scheibenfrüchte aus, so ist ihr Keimverlauf auch mehr dem der Scheibenfrüchte ähnlich, gleichen sie mehr den Randfrüchten (oder einer dritten typischen Form), so nähert sich ihre Keimung mehr dieser.

5. Bei einzelnen der untersuchten Kompositen ließ sich nachweisen, daß je nach der Herkunft des Materials die Keimungsenergie bald bei den Randfrüchten, bald bei den Scheibenfrüchten größer war, während hinsichtlich der Keimkraft stets dieselbe Art Früchte im Vorteil war, z. B. bei *Dimorphotheca hybrida* die Randfrüchte, bei *Ximenesia encelioides* die Scheibenfrüchte. Ich habe diesen Punkt nicht weiter verfolgt, weiß also nicht, ob daran verschiedene Kulturbedingungen schuld sind, oder ob es sich um erbliche Sippen-Unterschiede handelt.

6. Die zweigliedrigen Gliederschoten von *Cakile maritima* und *Rapistrum rugosum* enthalten in jedem Gliede einen Samen; diese verhalten sich herausgeschält bei der Keimung verschieden und zwar so, daß der in dem unteren, auf dem Fruchtstiele sitzenden Gliede befindliche Samen langsamer und vielleicht auch schlechter keimt als der in dem oberen Gliede sitzende, das abfällt und eher verbreitet wird.

Wenn ich die ganzen Fruchtglieder von *Rapistrum rugosum* zur Keimung auslegte, zeigte sich umgekehrt, daß der obere Samen mit seiner dickeren Fruchthülle langsamer keimte als der untere mit dünnerer Hülle umgebene Samen. Durch das Schälen war also das Verhältnis gerade umgekehrt worden.

7. Bei Pflanzen mit ober- und unterirdischen Früchten besitzen die letzteren eine größere Keimungsenergie und Keimkraft als die ersteren (*Catananche lutea, Cardamine chenopodifolia*).

8. Die verschiedenartige Keimung polymorpher Früchte bezw. Samen geht oft, nicht immer, Hand in Hand mit Unterschieden im Gewicht der Früchte, und zwar bei solchen, deren Gewichtsunterschied nicht in der Fruchtschale, wie das z. B. bei *Dimorphotheca pluvialis* der Fall ist, sondern in dem verschiedenen Gewicht der Embryonen beruht. Es keimen in dem Falle die schwereren meist schneller und zuweilen auch besser. (Bei *Dimorphotheca hybrida* sind die Randfrüchte schwerer als die Scheibenfrüchte, bei *Ximenesia encelioides* die Scheibenfrüchte schwerer als die Randfrüchte, bei *Atriplex hortensis* sind die gelbbraunen Früchte am schwersten, dann folgen dem Gewicht nach die schwarzen vertikalen und als die leichtesten die schwarzen horizontalen.)

9. Nach der morphologischen Stellung der Blüte in dem Blütenstande und den dadurch bedingten Ernährungsverhältnissen läßt sich für die daraus entstehenden Früchte das Verhalten bei der Keimung nicht voraussagen.

Wenn es auch unter den Kompositen gerade sehr viele Arten gibt, deren höher oder mehr nach innen stehenden Scheibenfrüchte größere Keimungsenergie und Keimkraft zeigen, gibt es auch Fälle, wo umgekehrt die tiefer oder mehr nach außen inserierten Randfrüchte besser und rascher keimen (*Galinsoga, Hypochoeris glabra)*.

10. Wo bei heterokarpen Pflanzen die verschiedenartigen Früchte aus Blüten mit verschiedenem Geschlecht, zwittrigen und weiblichen, hervorgehen, wie dieses bei vielen Kompositen und bei den Chenopodiaceen *Atriplex hortensis* und *Atr. nitens* der Fall ist, ist aus der physiologischen Natur der Blüte kein Rückschluß auf den Keimverlauf ihrer Früchte zu ziehen. Bei den Compositen ist z. B. die Keimungsenergie und die Keimkraft der aus den zwittrigen Blüten stammenden Scheibenfrüchte für gewöhnlich größer, sie kann aber auch kleiner sein gegenüber den aus den weiblichen Blüten hervorgehenden Randfrüchten. (Man vergleiche z. B. die verschiedenartige Keimung der beiderlei Früchte der *Dimorph. pluv.*, der *Achyrachaena mollis,* der Layia- und Chrysanthemum-Arten mit Förderung der Scheibenfrüchte, von *Galinsoga parviflora* und *Hypochoeris glabra,* wo die Scheibenfrüchte gehemmt sind.) Bei *Atriplex hortensis* und *A. nitens* macht es ferner keinen sehr großen Unterschied aus, ob die schwarzen, hartschaligen Früchtchen aus ☿ Blüten (horizontale Stellung) oder aus ♀ Blüten (vertikale Stellung) hervorgehen, während es bei den aus ☿ Blüten hervorgehenden Früchten von großem Belang ist, ob sie groß, gelbbraun, weichschalig oder klein, schwarz, hartschalig sind.

11. Äußere Einflüsse (Licht, Wärme, chemische Reize) können auf die Keimung polymorpher Früchte bezw. Samen in ihrem intakten Zustande verschiedenartig einwirken; die einzelnen Spezies reagieren aber durchaus nicht gleich stark, nicht einmal immer gleichsinnig, zuweilen reagieren sie sogar in entgegengesetztem Sinne.

So kann das Licht auf die Keimung beiderlei Früchte beschleunigend wirken (z. B. bei *Heterotheca Lamarckii* und anderen), oder verzögernd (z. B. bei *Chrysanth. frutescens*), oder es wirkt nur auf die eine Sorte von Früchten, und zwar fördert es bei den Kompositen bald mehr die Scheibenfrüchte, bald mehr die Randfrüchte.

Oft beeinflußt auch die Dunkelheit die Keimung. Sie fördert z. B. die Keimung der Scheiben- und Randfrüchte von *Chrysanthemum viscosum* und *Chr. coronarium*, oder verzögert sie bei *Chrys. seg. grandiflorum* und *Chrys. Myconis, Synedrella nodiflora*, auch bei den oberirdischen und, was besonders auffällig ist, auch bei den unterirdischen Samen von *Cardamine chenopodifolia.* Oder es erhöht die Verdunklung nur die Energie aller Früchte, setzt aber das Keimprozent herab (z. B. bei *Dim. hybrida, Sanvitalia procumbens*). Schließlich kann die Dunkelheit auch einer Sorte von den polymorphen Früchten einer Spezies gegenüber indifferent sein, auf die andere jedoch einwirken entweder beschleunigend oder verzögernd, so z. B. bei *Chardinia xeranthemoides* verzögernd auf die Scheibenfrüchte, dagegen überhaupt nicht auf die Randfrüchte. In einem solchen Fall kann also ein gewisser Ausgleich im Verhalten der verschiedenen Früchte beim Keimen erzielt werden. Es gibt aber auch heterokarpe Pflanzen, deren Früchte im Licht und im Dunkeln in fast gleicher Weise keimen (z. B. *Dim. pluv.* und *Ximenesia encelioides).*

Werden die verschiedenartigen Früchte einer Art vor der Aussaat in Wasser bis zu 50° C. kurze Zeit oder bis zu 2 Stunden vorgewärmt (wie z. B. die Früchte der *Dim. pluv.)* oder in Eis gelegt (z. B. die Früchte der *Galinsoga parviflora)*, so wird dadurch kaum eine Änderung in dem ursprüglichen Keimverlauf erzielt.

Dauernde Temperaturerhöhung fördert im allgemeinen die Keimung, ändert aber meist die Unterschiede zwischen den verschiedenartigen Früchten einer Art nicht. *(Dimorphotheca pluv., Atriplex hortensis.)*

Verdünnte Säuren (Salpetersäure, Aluminiumacetat [Lehmann, I, 1909.]) verzögern teils die Keimung, teils beschleunigen sie dieselbe, aber sie wirken auf die verschiedenartigen Früchte bzw. Samen derselben Spezies meist in demselben Sinne *(Dimorphotheca pluv.* und *Dim. hybrida).*

12. Keimen die verschiedenartigen Früchte auch verschieden schnell und gut, so sind die den Embryo einschließenden Hüllen stets von großer Bedeutung für diese verschiedene Keimung und zwar bald mehr die Fruchtschale, bald mehr die Samenschale, oder schließlich auch beide. Auffallend ist z. B. der Einfluß der Kapselwand bei den Früchten von *Rapistrum rugosum,* wo nach Ent-

fernung dieser verschieden ausgebildeten Hülle die beiderlei Samen gerade in umgekehrter Weise keimen wie mit derselben. Selbst ein die Fruchtschale mehr oder weniger umgebendes Deckblatt kann die Keimung sehr deutlich beeinflussen. So ist der Keimverlauf der Scheiben- und Randfrüchte von *Siegesbeckia orientalis* der gleiche, wenn sie von ihrem Deckblatt befreit sind; bringt man aber Früchte gleicher Herkunft mit und ohne ihr Hüllblatt zur Keimung, so tritt bei denen, die ihr umgebenes Hüllblatt noch besitzen, eine deutliche Verzögerung in der Keimung ein. Ebenso ist es bei *Hedypnois cretica* und *Zacyntha verrucosa.* Bei der letzteren Art keimen die Randfrüchte ohne ihre Braktee sogar merklich schneller und besser als die sonst stets sich im Vorteil befindenden Scheibenfrüchte.

Entfernt man die Hüllen um den Embryo teilweise oder ganz, so erhöht sich die Keimungsenergie und meist auch die Keimkraft und zwar um so mehr, je mehr man die den Embryo einschließenden Hüllen entfernt (z. B. *Dimorphotheca hybrida).* Dabei wird der Unterschied zwischen beiderlei oder mehrerlei Früchten bzw. Samen stets geringer, ja bei einigen sogar fast ganz aufgehoben *(Dimorph. pluvialis, Calendula eriocarpa, Galinsoga parviflora).*

13. Die geringen Differenzen, die bei den herausgeschälten Embryonen verschiedener Herkunft gewöhnlich noch erhalten bleiben (so z. B. bei *Dimorphotheca hybrida* und *Synedrella nodiflora,* oder größere bei den Früchten der *Galinsoga parviflora* beobachtete), werden meiner Meinung nach nicht ausschließlich auf einer Verschiedenheit in der Konstitution der Embryonen beruhen, wie man annehmen könnte, sondern wenigstens zum Teil noch darauf, daß es technisch unmöglich ist, die Hüllen um den Embryo ganz gleichmäßig zu entfernen, und daß ich auch nicht gleichzeitig eine größere Anzahl von verschiedenerlei Embryonen zur Keimung bringen konnte. Da nämlich ein sorgfältiges Schälen hinreichend vieler Früchte immer längere Zeit in Anspruch nahm, konnten die zuerst zum Schälen kommenden Embryonen inzwischen die ersten Keimungsstadien eingeleitet haben, und diese werden ja je nach der Fruchtform verschieden schnell durchlaufen.

Ich habe in solchen Fällen freilich immer abwechselnd eine Rand- und dann eine Scheibenfrucht geschält und zur Keimung ausgelegt, dabei verfloß aber doch immer so viel Zeit, daß die letzten zum Schälen kommenden Scheibenfrüchte den letzten zum Schälen kommenden Randfrüchten in der Keimung voraus sein mußten, wenn sie rascher keimten.

Auf jeden Fall muß ein Unterschied in der Keimung herausgeschälter Embryonen verschiedenartiger Früchte — mag er nun beruhen, worauf er will — bedingt sein durch eine Beeinflussung des sich entwickelnden Embryos von außen her. Es kann sich nicht um eine verschiedene Veranlagung der Embryonen selbst handeln, denn die Pflanzen, die aus ihnen hervorgehen, verhalten sich im Wesen gleich, wenn auch vorübergehende Unterschiede auftreten mögen. Sie bringen wieder genau dieselben verschiedenen Embryonen hervor.

14. Der ungleiche Verlauf der Keimung intakter polymorpher Früchte einer Spezies ist zum Teil, wie sich beim Schälen der Früchte herausstellt, auch auf ungleich häufige Taubheit der Früchte zurückzuführen, die bald mehr bei der einen, bald mehr bei der anderen Fruchtform auftreten kann, und die bei hartschaligen Früchten bei der Prüfung auf Taubheit vor der Aussaat nicht immer zu erkennen ist. So fand ich beispielsweise bei *Chrysanthemum viscosum* unter je 100 Scheiben- und Randfrüchten, die nur im Verhältnis von 70 : 2 gekeimt waren, keine taube Scheibenfrucht, aber 24 taube Randfrüchte, ein anderes Mal bei im Verhältnis von 71 : 60 gekeimten Scheiben- und Randfrüchten derselben Art 26 taube Scheiben- und 18 taube Randfrüchte.

15. Herabsetzung des Sauerstoffgehaltes des Keimraumes verzögert die Keimung, und zwar mit abnehmendem Prozent immer mehr bis zur völligen Keimhemmung. Die bei normaler Partiärpressung des Sauerstoffs schneller keimenden Früchte werden gewöhnlich durch den Sauerstoffentzug mehr in ihrer Keimung beeinflußt als die langsamer keimenden *(Dimorphotheca pluvialis)*. Dabei ist es gleich, ob der Recipient, in dem die Keimung erfolgt, nur ausgepumpt oder mit Wasserstoff gefüllt wird.

16. Zunahme der Partiaerpressung des Sauerstoffs fördert[1]) die Keimungsenergie und die Keimkraft aller darauf geprüfter polymorpher Früchte, solange sie sich in völlig intaktem Zustande befinden, und zwar die in Luft langsamer keimenden fast immer in relativ höherem Maße und ferner mit zunehmendem Sauerstoffgehalt des Keimraumes immer deutlicher *(Dimorphotheca pluvialis, Calendula eriocarpa)*. Nur bei frisch eingeerntetem Material von *Atriplex nitens* wollten die schwarzen horizontalen und die schwarzen vertikalen Früchtchen, die in Luft und in erhöhter Temperatur (im Thermostaten) nicht oder nur in sehr geringer Prozentzahl keimten, auch in reinem Sauerstoff nicht besser keimen, ja die Keimung der mit einer sehr dünnen Schale umgebenen gelbbraunen vertikalen Früchte der *Atriplex hortensis* und *Atriplex nitens* wurden sogar durch reinen Sauerstoff verlangsamt.

Auch wenn die Einwirkung des Sauerstoffgases unterbrochen wird, ehe die Keimung begonnen hat, ist sowohl Energie als Kraft der später einsetzenden Keimung größer und zwar naturgemäß um so mehr, je länger die Früchte der Einwirkung des Sauerstoffs ausgesetzt worden waren.

Die von der Frucht- bezw. Samenschale befreiten Früchte keimen, soweit untersucht, in reinem Sauerstoff etwa wie in gewöhnlicher Luft, also, wenn auch nicht langsamer, so doch auch nicht schneller. Wenn sie langsamer keimen, entwickeln sich jene Embryonen relativ mehr, die auch in intaktem Zustande (also mit Frucht- und Samenschale) in Sauerstoff relativ schneller keimten

---

[1]) Man vergleiche hiermit die Untersuchungen von J. Boehm, Über das Keimen von Samen in reinem Sauerstoffgase (Boehm, 1873. p. 132). Er fand, daß das Wachstum der Keimpflanzen in reinem Sauerstoffgase ein langsameres ist als in der Luft.

(*Dimorphotheca pluvialis, Calendula eriocarpa*). Durch das Schälen kann also (in den von mir untersuchten Fällen) der fördernde Einfluß, den reiner Sauerstoff auf die Keimung hat, wieder aufgehoben werden.

Eine nur kurze Einwirkung von reinem Sauerstoff auf die herausgeschälten Embryonen fördert aber ihre Keimung (z. B. *Dimorphotheca pluvialis*).

17. Nach alledem dürfte die Wirkung des Schälens meist weniger auf der Erleichterung des Wasserzutritts oder auf der Beseitigung einer mechanischen Hemmung beruhen als auf der Erleichterung des Sauerstoffzutritts, wie schon Crocker für *Xanthium* usw. fand. Die Wirkung des reinen Sauerstoffs ist aber wahrscheinlich nicht mit Crocker in der dadurch gesteigerten Atmung des Samens zu suchen, auch nicht mit Hiltner die Wirkung des Schälens in der Beseitigung eines Sauerstoff absorbierenden Agens enzymatischer Natur in der Samen- oder Fruchtschale, ich glaube vielmehr, daß es sich um einen chemischen Reiz handelt, den der Sauerstoff ausübt, und der die Keimung auslöst.

D. Anhang.

1. Literaturverzeichnis.

Battandier, Sur quelques cas d'hétéromorphisme. (Bull. Soc. bot. de France. XXX. 1883.)

Béguinot, A., Sulla eteromericarpia della *Cakile maritima* L. (Bull. Soc. bot. it. 1908.)

Böhm, Jos., Über das Keimen von Samen in reinem Sauerstoffgase. (Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. d. Kais. Akad. d. Wissensch. Wien 1873. Bd. 1. LXVIII. Abt. 7.)

De Candolle, Prodromus. Vol. VI.

Clos, Les grains de l'*Atriplex hortensis* et de leur germination. (Bull. Soc bot. de France. IV. 1857.)

Correns, C., I. Das Keimen der beiderlei Früchte der *Dimorphotheca pluvialis*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXIV. 1906. H. 3.) — II. Über die Keimung verschiedenartiger Früchte bei derselben Spezies nach Untersuchungen des Herrn stud. Becker. (Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot. Berlin 1910.)

Crocker, W., I. Rôle of seed coats in delayed germination. Contributions from the Hull Botanical Laboraty. LXXXV. (The Botan. Gazette. Vol. XLII. 1906. 2. July-Dezember.) — II. Germination of seeds of water plants. (Bot. Gazette. XLII. 1907.)

Eichler, Blütendiagramm. II.

Ernst, A., Das Keimen der dimorphen Früchtchen von *Synedrella nodiflora* (L.) Grtn. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. 1906.)

Fischer, Alfred, Wasserstoff und Hydroxylionen als Keimungsreize. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXV. 1907.)

Fücskó, M., Über den Polymorphismus und die Keimfähigkeit der Samen von *Atriplex*. (Mag. bot. Lap. 1911. p. 98—99.)

Gaßner, Über Keimungsbedingungen einiger südamerikanischer Gramineensamen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXXVIII. 1910. H. 7.)

Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. (Biol. Centralbl. Bd. XXIV. 1904. No. 21. 22 und 23.)

Grisebach, A., Der Dimorphismus der Fortpflanzungsorgane von *Cardamine chenopodifolia* Pers. Ein Beitrag zur Theorie der Befruchtung. (Bot. Zeitg. XXXVI. 1878.)

Hildebrand, Über die Verbreitungsmittel der Compositenfrüchte. (Bot. Zeitg. 1872.)

Hiltner, L., Die Prüfung des Saatgutes auf Frische und Gesundheit. (Jahresber. d. Ver. f. angew. Bot. VIII. 1910.)

Hoffmann, Kompositen. (Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. T. IV. Abt. 5.)

Huth, Sammlung naturwissenschaftlicher Vorträge. Dritter Band. Über geok., amplik. und heterokarpe Pflanzen. Berlin 1890.

Kinzel, Lichtkeimung. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XXVI a. 1908.)

Lange, S., Botan. Tidsskrift. 1866. I. 12. 1867—68. II. 147.

Lehmann, Ernst, I. Zur Keimungsphysiologie-biologie von *Ranunculus sceleratus*. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1909.)

—, II. Neuere Untersuchungen über Lichtkeimung. (Jahresber. d. Vereinig. f. angew. Bot. VIII. 1910.)

—, III. Sammelreferat über die neue Literatur über die Einwirkung des Lichtes auf die Samenkeimung. (Zeitschr. f. Botan. 1909. 1.)

Ludwig, Über Kleistogamie von *Cardamine chenopodifolia*. (Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenb. XXVI. 1884[1].)

Lundström, Pflanzenbiologische Studien. II. Die Anpassungen der Pflanzen an Tiere. (Nova Acta Reg. Soc. Sc. Ups. Ser. III. 1887.)

Moquin Tandon, *Salsolaceae*. (de Candolle, Prodromus. Vol. XIII.)

Pavolini, A. F., Contributo allo studio della eterocarpia. (Estr. dal. Bull. d. Soc. bot. ital. 1910.)

Pons, Primo contributo per una rivista critica delle sp. it. del. gen. *Atriplex*. (Nuov. Giorn. bot. ital. IX. 1902.)

Prantl, *Cruciferae*. (Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. Teil III. Abt. 2.)

Scharlock, Über die dreifach gestalteten Samen der *Atriplex nitens* Schkuhr. (Bot. Zeitg. XXXI. 1873.)

Treviranus, Amphikarpie und Geokarpie. (Bot. Zeitg. 1863.)

Volkens, Chenopodiaceen. (Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. T. III. Abt. 1a.)

Beim Druck nachgetragen:

Schull, Charles Albert, The oxygen minimum and the germination of *Xanthium seeds*. (Botan. Gazette. Dezember 1911.)

---

[1] Nicht XXXI. 1885, wie Huth angibt, und auch nicht XXXI. 1884, wie Pavolini anzeigt.

2. Systematisches Verzeichnis

der auf die Keimung ihrer verschiedenartigen Früchte und Samen hin
untersuchten Arten.
(Geordnet nach Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien,
nur die *Tubuliflorae* sind vorangestellt.)

I. Compositae.

a. Pflanzen, deren Früchte aus wenigstens in fortpflanzungs-physiologischem Sinne verschiedenartigen Blüten, d. h. aus ♀ und ☿, hervorgehen. Seite 30—94

Tubuliflorae	30—94
Tubulifloreae	30—56
1. *Dimorphotheca hybrida*	30—41
2. *Dimorphotheca pluvialis*	42—56
Astereae	56—57
3. *Gutierrezia gymnospermoides*	56
4. *Heterotheca Lamarckii*	56—57
5. *Charieis heterophylla*	57
Inuleae	57—59
6. *Podolepis canescens*	57—58
7. *Buphthalmum salicifolium*	58—59
Heliantheae	59—82
8. *Zinnia elegans*	59—60
9. *Zinnia verticillata*	60—61
10. *Zinnia pauciflora*	62
11. *Sanvitalia procumbens*	62—63
12. *Siegesbeckia orientalis*	63—65
13. *Ximenesia encelioides*	65—67
14. *Synedrella nodiflora*	67—70
15. *Heterospermum Xanthii*	70—72
16. *Galinsoga parviflora*	72—78
17. *Layia elegans*	78—79
18. *Layia platyglossa*	80
19. *Layia heterotricha*	80
20. *Layia glandulosa*	80
21. *Achyrachaena mollis*	81—82
Anthemideae	82—92
22. *Chrysanthemum segetum grandiflorum*	82—84
23. *Chrysanthemum coronarium*	84—86
24. *Chrysanthemum Myconis*	86—87
25. *Chrysanthemum viscosum*	87—90
26. *Chrysanthemum frutescens*	90—92
27. *Chrysanthemum carinatum album*	92
Cynareae	
28. *Chardinia xeranthemoides*	92—94

b. Pflanzen, deren Früchte aus gleichartigen Blüten, d. h. aus lauter ♀ oder aus lauter ☿ hervorgehen.

1. Pflanzen mit verschiedenartigen Früchten aus ♀-Blüten. Seite 95—102.

Tubuliflorae	95—102
29. *Calendula eriocarpa*	97—99
30. *Calendula officinalis*	99—100
31. *Calendula stellata*	100—101
32. *Calendula microphylla*	101
33. *Calendula suffruticosa*	101—102

2. Pflanzen mit verschiedenartigen Früchten aus ☿-Blüten. Seite 102—116.

Liguliflorae	102—116
Cichorieae	102—116
34. *Catananche lutea*	102—104
35. *Tolpis barbata*	104—105
36. *Zacyntha verrucosa*	105—108
37. *Rhagadiolus stellatus*	108—109
38. *Rhagadiolus edulis*	109
39. *Hedypnois cretica*	109—110
40. *Hypochoeris glabra*	110—111
41. *Thrincia hirta*	111—112
42. *Thrincia hispida*	112—113
43. *Geropogon glaber*	113—114
44. *Crepis rubra*	114—115
45. *Endoptera aspera*	115
46. *Endoptera Dioscoridis*	115—116

II. Cruciferae.

Sinapeae 116–122
47. *Cakile maritima* 116—118
48. *Rapistrum rugosum* 118—120
49. *Cardamine chenopodifolia* 120—122

III. Chenopodiaceae.

Cyclobeae 122—132
50. *Atriplex hortensis* 122—130
51. *Atriplex nitens* 130—131
52. *Axyris amarantoides* 131—132

NB. In der Zusammenfassung der Hauptergebnisse sind noch Keimresultate angegeben worden von:

53. *Taraxacum officinale* Seite 133.

3. Alphabetisches Verzeichnis

der untersuchten Pflanzenspezies.

1. *Achyrachaena mollis.*
2. *Atriplex hortensis.*
3. *Atriplex nitens.*
4. *Axyris amarantoides.*
5. *Buphthalmum salicifolium.*
6. *Cakile maritima.*
7. *Calendula eriocarpa.*
8. *Calendula microphylla.*
9. *Calendula officinalis.*
10. *Calendula stellata.*
11. *Calendula suffruticosa.*
12. *Cardamine chenopodifolia.*
13. *Catananche lutea.*
14. *Chardinia xeranthemoides.*
15. *Charieis heterophylla.*
16. *Chrysanthemum carinatum album.*
17. ,, *coronarium.*
18. ,, *Myconis.*
19. ,, *frutescens.*
20. ,, *segetum grandiflorum.*
21. ,, *viscosum.*
22. *Crepis rubra.*
23. *Dimorphotheca hybrida.*
24. ,, *pluvialis.*
25. *Endoptera aspera.*
26. ,, *Dioscoridis.*
27. *Galinsoga parviflora.*
28. *Geropogon glaber.*
29. *Gutierrezia gymnospermoides.*
30. *Hedypnois cretica.*
31. *Heterotheca Lamarckii.*
32. *Heterospermum Xanthii.*
33. *Hypochoeris glabra.*
34. *Layia elegans.*
35. ,, *glandulosa.*
36. ,, *heterotricha.*
37. ,, *platyglossa.*
38. *Podolepis canescens.*
39. *Rapistrum rugosum.*
40. *Rhagadiolus edulis.*
41. ,, *stellatus.*
42. *Sanvitalia procumbens.*
43. *Siegesbeckia orientalis.*
44. *Synedrella nodiflora.*
45. *Taraxacum officinale.*
46. *Thrincia hirta.*
47. ,, *hispida.*
48. *Tolpis barbata.*
49. *Ximenesia encelioides.*
50. *Zinnia elegans.*
51. ,, *pauciflora.*
52. ,, *verticillata.*
53. *Zacyntha verrucosa.*

Die Eiweißreservestoffe als Ausgangsprodukt des Stoffwechsels in der Pflanze.

Von

Sergius L. Ivanow, Moskau.
(Aus dem Physiol. Institut der Univ. in Halle a. S., Direktor: E. Abderhalden.)

Die Eiweißkörper werden von der Pflanze aus anorganischem Material aufgebaut und befinden sich in derselben teils als aktives Eiweiß des Plasmas, der Kerne und vielleicht auch in Form mancher Fermente, teils aber als inaktive Reservestoffe. Diese letzteren werden von der Pflanze je nach deren Bedarf verwertet und in neue aktive Eiweißkörper umgewandelt. Jedesmal, wenn die Pflanzen aus ihrem Winterschlaf zum aktiven Leben wiedererwachen, wenn sich in Blättern und Stengeln neue Zellen bilden, und ebenso später bei der Reife der Samen, müssen in der Pflanze große Mengen von Eiweiß mobil gemacht werden. Vergleichen wir nun die Eiweißkörper der Aufspeicherungsorgane mit jenen der Blattzellen, der Eizellen oder der Pollen, so kommen wir zur Überzeugung, daß sich diese Eiweißkörper in Bezug auf physikalische, chemische und physiologische Eigenschaften wesentlich verschieden verhalten. (6)

Wie sollen wir uns nun diesen Eiweißtransport und -Umbau vorstellen? Wir müssen hier zwei Möglichkeiten vor Augen halten. Es ist klar, daß die Vorstellung einer Diffusion von Eiweißlösungen durch die Zellmembrane ausgeschlossen ist, da die Eiweißkörper dieser Fähigkeit entbehren. Schon aus diesem Grunde müssen wir unbedingt annehmen, daß vor dem Transport eine Spaltung des Proteinmoleküls eintreten muß, die zu den zur Diffusion befähigten Peptonen führt. Außer dieser einen Möglichkeit der partiellen Spaltung müssen wir aber auch noch die zweite Möglichkeit, nämlich die vollständige Spaltung bis zu den einfachsten Bausteinen des Eiweißmoleküls, den Aminosäuren, erwägen. Abderhalden hat zeigen können, daß dem tierischen Organismus zugeführte Eiweißnahrung im Magen-Darmkanal durch die Zusammenwirkung der drei proteolytischen Fermente: Pepsin, Trypsin und Erepsin zu diesen einfachsten Bausteinen zerlegt wird und daß der Tierkörper seine spezifisch beschaffenen Eiweißkörper aus diesen Bausteinen aufbaut. Ähnliche Verhältnisse dürfen wir nun auch im Pflanzenorganismus erwarten. Auch hier dürfte das fertige Nahrungseiweiß, in diesem Falle die Reserveproteine der Samen, Zwiebeln, Knollen u. s. w., eine vollständige Zerlegung in die Aminosäuren erfahren, um sodann in den einzelnen Pflanzenorganen zu den spezifischen Eiweißarten der letzteren aufgebaut zu werden.

Es ist daher die Beantwortung der Frage von größter Bedeutung, ob in den folgenden drei Lebensperioden der Pflanze: Keimung der Samen, Erwachen der Pflanzen aus dem Winterschlaf und Reifen der proteinreichen Samen, ein besonders reiches Auftreten von peptolytischen Fermenten nachweisbar ist, ev. welche Organe an diesen peptolytischen Spaltungen beteiligt sind.

Die Untersuchung wurde mittels der optischen Methode von Prof. E. Abderhalden (1) durchgeführt.

Die Pflanzen wurden in der Fleischhackmaschine „Climax" nach Vermengung mit Sand, Kieselguhr und kohlensaurem Kalzium zermahlen. Der Brei wurde sodann in ein Koliertuch gebracht und in der Buchnerschen Presse bei einem Druck bis 300 Atm. ausgepreßt.

Zur Untersuchung wurde ausschließlich diejenige Fraktion verwendet, die unter einem hohen Drucke ausgepreßt wurde, und die übrige wasserreiche Fraktion verworfen. In Fällen, wo das Material zu saftarm war, wie z. B. bei Samen, wurde es mehrere Stunden hindurch in physiologischer Kochsalzlösung aufgeweicht. Den Preßsaft ließ man durch die Chamberlainsche Kerze filtrieren und bewahrte ihn unter Toluol auf. Infolge der Anwendung von kohlensaurem Kalzium war der Saft fast immer neutral. Bei den verschiedenen Preßsaftdarstellungen variierte die Farbe des Saftes sehr stark. Sie war bald farblos, bald dunkel. Dementsprechend wurden auch die zur Untersuchung gelangenden Saftmengen, sowie auch die Länge der optischen Röhren bei der Beobachtung des Drehungswinkels verschieden gewählt.

Der Saft wurde mit Lösungen verschiedener Dipeptide gemischt: so mit einer 1,88prozentigen Lösung von d,l-Leucylglycin, d,l-Leucylalanin und Glycyl-l-Tyrosin, und endlich mit 10prozentiger Rohrzuckerlösung; dann wurde das Gemisch in die optische Röhre gefüllt, die ihrerseits mit einem Wassermantel umgeben war. Die Veränderungen des Drehungswinkels wurden in dem Dreifelderpolarisationsapparat von Landolt-Lippich beobachtet (Schmidt und Hänsch). Zwischen den einzelnen Beobachtungen wurden die Röhren im Thermostaten bei 38° C aufbewahrt.

Es ist zu bemerken, daß der frisch gewonnene Saft nicht nur Fermente, sondern auch viele andere lösliche Stoffe enthält. Jene Spaltungsreaktionen, die in der lebendigen Pflanze erfolgen, gehen daher auch in dem Safte weiter vor sich. Aus diesem Grunde wird oft im letzteren eine bedeutende Veränderung des Drehungswinkels beobachtet, auch wenn er nicht mit den Lösungen der Dipeptide vermischt wurde. Mit der Zugabe von Dipeptiden werden die Reaktionen im Safte noch komplizierter, so daß sie sogar die zu beobachtende Reaktion stark maskieren können. Nach 1—2 Tagen aber hören diese Reaktionen im Safte auf. Der Kontrollversuch zeigt, wie groß die Veränderung des Drehungswinkels im Safte ist. Es muß aber berücksichtigt werden, daß bei einem längeren Aufbewahren der Saft verschiedener Pflanzen mehr oder weniger rasch verdirbt oder schwächere Resultate liefert als im Anfange.

Außer mit Dipeptiden wurden auch Versuche mit 20 prozentiger Seidenpeptonlösung angestellt, um zu prüfen, ob der Saft l-Tyrosin abspaltet. Ferner wurden auch die Preßrückstände auf das Vorhandensein von peptolytischen Fermenten untersucht (4).

Wir wenden uns zu den Details der Versuche. Da, wie oben dargetan wurde, die Stickstoffverbindungen in Form von Peptonen oder noch kleineren Molekularaggregaten, wie Polypeptiden und Aminosäuren, diffusionsfähig sind, so ist die Frage nach dem Orte der Spaltung des Eiweißmoleküls in Peptone oder Aminosäuren von hervorragendem Interesse. Die Beantwortung dieser Frage bildet den eigentlichen Gegenstand der folgenden Versuche.

Parallel mit der Wirkung der peptolytischen Fermente habe ich auch die der Rohrzucker-Invertase untersucht, da Rohrzucker oft in den Reservestoffen vorzufinden ist. Ich habe dabei einige Versuche der Lokalisation der Peptasen gewidmet und besonders die Aufspeicherungs- und Verwertungsorgane untersucht, wie z. B. die unter- und oberirdischen Organe, Kotyledonen und die Embryonen.

Versuche mit ruhenden Pflanzen.

Die ruhenden Pflanzen wurden teils unter dem Schnee im Wald und Feld gesammelt, teils aus den Gewächshäusern des Botanischen oder Landwirtschaftlichen Instituts bezogen und zwar in jener Periode, in welcher die Pflanzen schon mehrere Wochen hindurch kein Wasser bekamen (Kakteen und Agaven). Die Abwesenheit von Feuchtigkeit nähert diese Gruppen einander: die Lebensfunktionen sind in allen Teilen herabgedrückt und die Lebensprozesse, wie Wachstum und Transpiration, bis auf das Minimum zurückgedrängt.

Das Ausbleiben der Spaltung von Dipeptiden wurde bei folgenden Pflanzen nachgewiesen:

1) Samen: *Ricinus communis*
Brassica Napus oleifera
Lathyrus sativus
Linum usitatissimum
2) Knospen: *Syringa vulgaris* 10. II.
Viscum album 1. III.
3) Blätter: *Pinus Laricio* 7. II.
Agave americana 8. II.
4) Rhizomen: *Convallaria majalis* 4. III.
Tussilago Farfara 5. III.

Außer diesen wurden folgende Pflanzen vollständig untersucht:

5) *Polytrichum commune* 26. II.
Lemna minor-Exemplare die noch unter Wasser überwinterten 11. III.
Sedum Album 11. III.
Cacteen: *Mamilaria gracilis* 30. I.
Opuntia coccinellifera 31. I.
und eine auf die Kiefer wachsende Flechtenart 8. IV. [St. Moritz 1800 M.]

Die Untersuchung auf Invertase gab bei folgenden Arten positive Resultate:

Tussilago Farfara (Rhizomen)		1 ccm Saft + 9 ccm 10% Rohrzuckerlösung	
l = 1 dcm	13. III.	12^{30}	α = + 4,15°
		3	= + 3,75°
Lemna minor		3 ccm Saft + 17 ccm Rohrzucker	
l = 2 dcm	11. III.	8	α = + 12°
	12. III.	10^{30}	= + 10,64°
Sedum album		3 ccm Saft + 7 ccm Rohrzucker	
l = 1 dcm	13. III.	7	α = + 3,75°
	14. III.	10	= + 1,66°
		3^{30}	+ 1,15°
		6	+ 0,98°
Flechtenart		4 ccm Saft + 6 ccm Rohrzucker	
l = 2 dcm	8. IV.	11^{40}	α = + 6,87°
	9. IV.	3^{15}	+ 0,58°

Das negative Verhalten des Saftes der untersuchten Pflanzen erlaubt uns dennoch nicht den Schluß zu ziehen, daß das peptolytische Ferment sich im Zustande des Zymogens befindet. Erst die Untersuchung der gleichen Pflanzen zur Zeit des Erwachens aus dem Winterschlaf gibt uns den sicheren Beweis, ob die peptolytischen Fermente in der Ruheperiode im Zymogenzustand anwesend sind oder nicht.

Das Keimen der Samen und die Frühlingsflora.

Die Bildung der aktiven peptolytischen Fermente bei der Keimung der Samen ist eine bekannte Erscheinung. Die Knollen, Zwiebeln, Rhizome, Knospen usw. stellen im allgemeinen Organe vor, die den Samen analog sind, weil sie, wie diese letzteren, die Nährstoffe für die jungen Schößlinge aufzuspeichern vermögen. Deswegen war es interessant weitere Vergleiche zwischen allen Aufspeicherungsorganen anzustellen, um die Verbreitung der peptolytischen Fermente in denselben zu untersuchen.

Lathyrus sativus. Samen nach 48 stündiger Keimung. Würzelchen = 0,5—1 cm

a) 2,5 ccm Saft + 2,5 ccm physiolog. Salzlösung. l = 0,5 dcm

27. II.	4^{30}	α = + 0,12°
28. II.	11^{40}	= + 0,07°
	6	= + 0,05°

b) 2,5 ccm Saft + 2,5 ccm d l Leucylglycin. l = 0,5 dcm

27. II.	4^{20}	α = + 0,14°	27. II.	4^{20}	α = + 0,13°
	6^{30}	+ 0,12		6^{30}	+ 0,10
28. II.	11^{40}	— 0,07	28. II.	11^{40}	— 0,10
	3	— 0,14		3	— 0,10
	6	— 0,14		6	— 0,12

c) 1,5 ccm Saft + 2,5 ccm Leucyl-Alanin + 2 ccm Salzlösung

28. II.	7	α = + 0,08	28. II.	7	α = + 0,10
29. II.	9^{40}	— 0,01	29. II.	9^{40}	— 0,01
	3	— 0,01		3	— 0,01
	6	— 0,01		6	— 0,01

Also, starke Spaltung der Dipeptiden.

Phaseolus vulgaris. Keimlinge 7 Tage alt. Kotyledonen von den Keimlingen abgetrennt. Drehungswinkel des Saftes konstant.

a) Kotyledonen.

3 ccm Saft + 3 ccm Glycyl-l-Tyrosin + 4 ccm Salzlösung. l = 1 dcm

1. III.	7	α = + 0,55
2. III.	9^{20}	+ 0,48
	6	+ 0,43

2 ccm Saft + 2 ccm Glycyl-l-Tyrosin + 6 ccm physiol. Salzlösung. l = 1 dcm

3. III.	9^{40}	α = + 0,39
4. III.	9^{15}	+ 0,28

b) Keimlinge. Drehungswinkel des Saftes konstant. α = 0,0°.

3 ccm Saft + 3 ccm Leucyl-Alanin + 4 ccm Salzlösung. l = 1 dcm

29. II.	6	α = + 0,03
1. III.	3	— 0,08

1,5 ccm Saft + 1,5 ccm Glycyl-l-Tyrosin + 3 ccm Salzlösung. l = 0,5 dcm

29. II.	6	α = + 0,16
1. III.	9	+ 0,12
	3	+ 0,11

Also, befindet sich das peptolytische Ferment in den Reservegeweben und in den Geweben der Keimlinge.

Helianthus annuus. Keimlinge 5 Tage alt. Wurzellänge 1—1,5 cm Drehungswinkel des Saftes konstant. α = + 0,10°

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglyzin + 4 ccm Salzlösung. l = 1 dcm

7. III.	4^{30}	α = + 0,08
	7	+ 0,08
8. III.	9	+ 0,07
	4^{25}	+ 0,07

3 ccm Saft + 3 ccm Glycyl-l-Tyrosin + 4 ccm Salzlösung. l = 1 dcm

7. III.	7	α = + 0,29
8. III.	9	+ 0,25
	4^{25}	+ 0,22

1 g Kuchen + 5 ccm Seidenpepton unter einer Toluolschicht. Nach 2 Tagen bilden sich in großen Massen Kristalldrusen von Tyrosin.

Linum usitatissimum. Keimlinge 2 Tage alt.

Drehungswinkel des Saftes konstant = 0,0°

3 ccm Saft + 3 ccm Glycyl-l-Tyrosin. l = 0,5 dcm

12. II.	10^{55}	α = + 0,20	12. II.	11	α = + 0,18
	12	+ 0,16		12	+ 0,15
	5^{25}	+ 0,15		5^{25}	+ 0,15
13. II.	10	+ 0,12	13. II.	10	+ 0,13

Linum usitatissimum. Keimlinge 5 Tage alt.

Drehungswinkel des Saftes = 0,0°

1 ccm Saft + 2 ccm Leucylglycin + 2 ccm Salzlösung. l = 0,5 dcm

16. II.	12	α = + 0,0	16. II.	12	α = + 0,0	17. II.	12^{50}	α = + 0,01
17. II.	10	— 0,15	17. II.	10	— 0,12	18. II.	11^{45}	— 0,04
	12	— 0,15				19. II.	10	— 0,13

2 ccm Saft + 2ccm Glycyl-l-Tyrosin + 2 ccm Salzlösung. l = 0,5 dcm

16. II.	10^{40}	α = + 0,10
	5^{25}	+ 0,06
17. II.	4^{40}	+ 0,04

Es ist bekannt, daß die Leinsamen am 2. Tage der Keimung Lipase enthalten. Die Fermente der Fette und der Eiweißkörper beginnen ihre Arbeit gleichzeitig.

Cucurbita Pepo. Keimlinge 10 Tage alt.

a) Kotyledonen. Drehungswinkel des Saftes = + 0,02

2 ccm Saft + 2 ccm Glycyl-l-Tyrosin + 2 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5 dcm

29. II.	4	α = + 0,15	29. II.	4	α = + 0,15
1. III.	9^{40}	+ 0,10	1. III.	9	+ 0,08
	3	+ 0,06		3	+ 0,05

2 ccm Saft + 2 ccm Leucyl-Alanin + 2 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5 dcm

29. II.	4	α = + 0,02
1. III.	12^{50}	— 0,04

b) Wurzeln. Drehungswinkel des Saftes konstant = + 0,08

3 ccm Saft + 2 ccm Leucylglycin + 1 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5 dcm

24. II.	9^{45}	α = + 0,07	24. II.	9^{45}	α = + 0,08
	1	0,00		1	0,00
	4^{40}	— 0,04		4^{40}	— 0,05

Hier ist das Ferment auch nicht in einem speziellen Organ lokalisiert. Wir begegnen ihm überall im ganzen Keimling.

Brassica Napus oleifera. Keimlinge 2 Tage alt.

3 ccm Saft + 3 ccm Kochsalzlösung· l = 0,5°

a) 13. II.	3	α = — 0,12	b)	α = — 0,11
	6	— 0,06		— 0,05
14. II.	11	— 0,05		— 0,04

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin. l = 0,5

a) 13. II.	4	α = — 0,10	b) α = — 0,10	c) α = — 0,12
	6	— 0,08	— 0,06	
14. II.	11	— 0,22	— 0,16	— 0,20

Brassica Napus oleifera. Keimlinge 5 Tage alt.

Drehungswinkel des Saftes konstant = + 0,08°

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin.

a) 15. II.	11^{40}	α = + 0,05	b) α = + 0,05
	3^{45}	+ 0,05	+ 0,05
16. II.	10^{30}	+ 0,07	+ 0,08

Mit Glycyl-l-tyrosin- und Seidenpeptonlösung wurden auch keine Veränderungen des Drehungswinkels beobachtet. Das letzte Resultat war ganz unerwartet. Bei der Wiederholung des Versuchs mit 4 und 7 Tage alten Keimlingen hat sich dasselbe doch bestätigt: Die Spaltung von Glycyl-l-tyrosin, Leucylglycin blieb aus und der Drehungswinkel des Saftes blieb konstant.

Bei einer neuen Versuchsanordnung mit 2 Tage alten Rapskeimlingen konnte ich wieder die Spaltung des Leucyl-alanins konstatieren. Bemerkenswert bleibt dieses Verschwinden des peptolytischen Ferments in den späteren Stadien der Entwickelung.

Der Saft der 2 und 5 Tage alten Rapskeimlinge ließ auch das Seidenpepton ohne Veränderung.

Also bildet nur der Raps eine Ausnahme unter den untersuchten Samen: Alle anderen bilden das peptolytische Ferment.

Unsere Versuche zeigen, daß die peptolytischen Fermente sich sowohl im Endosperm, als auch in den sich entwickelnden Embryonen nachweisen lassen *(Cucurbita Pepo, Phaseolus vulgaris)*. Dieser Befund macht es wahrscheinlich, daß die Reserveeiweißkörper gleich zu Beginn der Stickstoffwanderung bis zu den einfachsten Bausteinen des Proteusmoleküls, den Aminosäuren gespalten werden.

Die frühe Frühlingsflora.

Der langen Reihe der Pflanzen, die peptolytische Fermente produzieren, kann man eine andere Reihe gegenüberstellen, bei denen diese Fermente vermißt und bis jetzt nicht nachgewiesen werden konnten.

Crocus sativus in der Blüte.

Drehungswinkel des Saftes beständig. α = + 0,16 bei l = 0,5 dcm

1 ccm Saft + 3 ccm Leucyl-Alanin + 2 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5 dcm

a) 27. II.	4^{20}	α = + 0,20	b) α = + 0,18
	6^{30}	+ 0,17	+ 0,17
28. II.	9^{30}	+ 0,12	+ 0,14
	11^{50}	+ 0,10	+ 0,10
	3	+ 0,06	+ 0.08

Scilla minor blühend.

Drehungswinkel des Saftes = 0,0°

Leucyl-Alanin wird nicht gespalten; α = 0,0 und bleibt beständig

3 ccm Saft + 3 ccm Glycyl-l-Tyrosin. l = 0,5 dcm

3. III.	9	α = + 0,25	4. III.	4^{20}	α = + 0,24
4. III.	9^{15}	+ 0,20	5. III.	12	+ 0,14
	4^{20}	+ 0,18		4^{20}	+ 0,14

1 g Kuchen mit 5 ccm Seidenpepton gemischt; wird nicht gespalten.

Hyacinthus orientalis blühend.

Reaktion des Saftes beständig. α = − 0,30°

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin

a) 20. II.	11^{10}	α = − 0,28	b) α = − 0,29
	2^{40}	− 0,31	− 0,32
21. II.	10^{25}	− 0,40	− 0,40
	12^{30}	− 0,40	− 0,40

3 ccm Saft + 3 ccm Glycyl-l-Tyrosin

a) 21. II.	4	α = − 0,15	b) 4	α = − 0,15
22. II.	11^{30}	− 0,22	3^{30}	− 0,23
	6	− 0,22	6	− 0,25

Tulipa Gesneriana in der Blüte 10. IV.

Leucylglycinlösung verändert sich nur ganz unwesentlich.

Gagea lutea in der Blüte.

Der Saft zeigt einen beständigen Drehungswinkel. α = 0,12 bei l = 0,5 dcm

1 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin + 1 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5

a) 10. IV.	6	α = − 0,12	b) 11. IV.	11	α = − 0,13
11. IV.	9	− 0,25		4	− 0,20
	4	− 0,25	12. IV.	10	− 0,25

Alle Zwiebelpflanzen besaßen keine Invertase und veranlaßten keine Veränderung beim Rohrzucker.

Ein negatives Resultat mit Dipeptiden und Seidenpepton gaben folgende Pflanzen:

Viola odorata 8. IV.
Lathyrus sylvestris 3. IV.
Heleborus foetidus 4. IV.
Chelidonium mayus 10. IV.
Pulmonaria officinalis 3. IV.
Lunularia cruciata 25. I.
Asarum europaeum 2. IV.
Anemone nemorosa 5. IV.
Lemna minore 8. IV.
Capsella bursa pastoris 9. IV.
Secale cereale 13. III.

Alle der Untersuchung unterworfene Dipeptide blieben ohne Veränderung. Im Seidenpepton trat keine Fällung des Tyrosins auf. Rohrzucker wurde vom Safte einiger oben genannten Pflanzen gespalten.

Viola odorata. 1 ccm Saft + 19 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

2. IV.	11	α = + 6,50
	12^{40}	+ 6,25
	4	+ 6,25

Anemone nemorosa. 3 ccm Saft + 17 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

5. IV.	11^{30}	α = + 5,35
	3	+ 5,30
	11	+ 3,00

Lemna minore. 3 ccm Saft + 17 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

8. IV.	8	α = + 12
9. IV.	10^{30}	+ 10,64
	3	+ 8,13

Pulmonaria officinalis. 2 ccm Saft + 18 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

2. IV.	6	α = + 9,15
3. IV.	10	+ 8,50

Secale cereale. 5 ccm Saft + 15 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

13. III.	10^{30}	α = + 8,81
	12^{30}	+ 7,90
	3	+ 7,55

Der Versuch die peptolytischen Fermente in den unterirdischen Pflanzenteilen oder in den oberirdischen Organen — den Verwertungsstellen — nachzuweisen, gab bei folgenden Arten negative Resultate.

Rhizomen: *Polygonatum multiflorum.*
Paris quadrifolia.
Arum maculatum.
Phyteuma spicata.
Tussilago Farfara.
Stengel und Blätter: *Polygonatum multiflorum.*
Paris quadrifolia.
Arum maculatum.
Entwickelte Knospen: *Lonicera tatarica.*
Sambucus nigra.

Die lange Tabellenreihe, die diese Versuche begleitet, lassen wir hier infolge der Einheitlichkeit der negativen Resultate den Dipeptidlösungen als auch 20prozentiger Seidenpeptonlösung gegenüber fort. (Drehungswinkel des Saftes war immer negativ. α = — 0,15 bis — 0,55°.)

Die Spaltung des Rohrzuckers durch die Säfte einiger Arten verdient jedoch Beachtung.

Polygonatum multiflorum. Blätter und Blütenknospen.
3 ccm Saft + 7 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

5. IV.	11^{30}	α = + 5,62°
	3	+ 5,25
6. IV.	11	+ 3,91

Polygonatum multiflorum. Rhizomen.
3 ccm Saft + 3 ccm Rohrzucker. l = 0,5.

6. IV.	3	α = + 1,23
	5	+ 1,13
8. IV.	9	+ 1,08

Bei *Arum maculatum* und *Paris quadrifolia* ist die Invertase in den Rhizomen überhaupt nicht vorhanden und in den oberirdischen Teilen nur schwach erkennbar.

Phyteuma spicata. Rhizomen.
5 ccm Saft + 5 ccm Rohrzucker. l = 1 dcm

4. IV.	10^{30}	α = + 1,80
	12^{30}	+ 1,80
	3^{10}	+ 1,64
5. IV.	9	+ 1,25

Lonicera tatarica. Blätter.

3 ccm Saft + 17 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

10. III.	11	α = + 12,04
11. III.	9^{30}	+ 10,52

Sambucus nigra. Blätter.

2 ccm Saft + 18 ccm Rohrzucker. l = 2 dcm

11. III.	12^{15}	α = + 12,50
	3^{10}	+ 12,10
	7	+ 10,70
12. III.	9	+ 8,06

Versuche mit *Phylocactus hybridus.* Exemplar in Blüte.

Drehungswinkel des Saftes bleibt unverändert.
α = + 0,02° bei l = 0,5 dcm.

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin. l = 0,5 dcm

a) 2. II.	4^{45}	α = + 0,02	b) α = + 0,03
	5^{50}	0,00	0,00
3. II.	10	— 0,12	— 0,15

Agave americana. Zweig mit Blüten. Isola Madre.

Drehungswinkel des Saftes bei l = 1 dcm beständig und = — 0,30°

3 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin + 3 ccm Kochsalzlösung. l = 1 dcm

a) 1. IV.	4^{10}	α = — 0,31	b) α = — 0,31
2. IV.	9	— 0,45	— 0,47
	4	— 0,60	— 0,60

3 ccm Saft + 4 ccm Glycyl-l-tyrosin + 3 ccm Kochsalzlösung.
l = 1 dcm

a) 1. IV.	4^{10}	α = — 0,17	b) α = — 0,15
2. IV.	9	— 0,25	— 0,29
	4	— 0,29	— 0,32

Versuche mit Pilzen.

Psalliota campestris. Der Saft war dunkel. (9.)

0,5 ccm Saft + 4,5 ccm Kochsalzlösung. l = 0,5

19. II.	4^{10}	α = + 0,02
	5^{10}	+ 0,05
	6^{50}	+ 0,05
20. II.	9	+ 0,08

0,5 ccm Saft + 4,5 ccm Leucylglycin

a) 19. II.	4	α = + 0,02	b) α = + 0,01	c) α = + 0,02
	5^{10}	0,00	— 0,01	— 0,04
20. II.	9	— 0,15	— 0,12	— 0,12

Der Saft der Pilze bildet ein sehr ungeeignetes Beobachtungsobjekt für die Spaltung der Polypeptide, welche Tyrosin enthalten, wahrscheinlich infolge der in ihm vorhandenen Fermente, die auf das Tyrosin einwirken (Tyrosinase!).

In unseren Versuchen mit Pilzen wurde die Mischung nach einer verhältnismäßig kurzen Zeit dunkel, so daß man den Drehungswinkel der Mischung nicht mehr beobachten konnte. Dieselbe Tatsache wurde auch von E. Abderhalden und Dahmhahn erwähnt (3).

Agaricus (species). An einem faulenden Baumstumpf gesammelt.

Im Vergleich mit *Psalliota campestris* ist der Saft absolut durchsichtig.

Drehungswinkel des Saftes. $\alpha = 0{,}0^{\circ}$.

2 ccm Saft + 3 ccm Leucylglycin + 5 ccm Kochsalzlösung. l = 1 dcm

a)	9. IV.	5^{35}	$\alpha = -0{,}02$	b)	10. IV.	12^{45}	$\alpha = -0{,}02$
	10. IV.	10^{45}	$-0{,}12$			4	$-0{,}07$
		3^{45}	$-0{,}15$			7	$-0{,}10$
		5^{30}	$-0{,}18$				

Rohrzucker wurde vom Safte von *Agaricus* nicht gespalten.

Ein großes Interesse bietet die Beobachtung reifender Samen, in welchen sich die Aufspeicherung der Eiweißkörper abspielt. Die Tätigkeit der Fermente beim Reifen der Samen ist noch sehr wenig untersucht, und auch die Verbreitung der proteolytischen Fermente in dieser Entwicklungsperiode der Pflanzen ist uns wenig bekannt. Deswegen war es interessant, die Verbreitung der peptolytischen Fermente bei der Reife der Samen festzustellen.

Die von mir untersuchten vier Fruchtarten gaben keine guten Resultate in Bezug auf die Spaltung der Dipeptide und des Seidenpeptons. *Carica Papaya* bildet vielleicht eine Ausnahme.

Die Untersuchung wurde an folgenden Früchten angestellt:

26. I.	*Carica Papaya*	wurden in ganz frischem Zustande aus den Gewächshäusern des Landwirtsch. Instituts bezogen.
23. II.	*Philodendron pertusum*	
4. III.	*Cucumis utilissimus*	
8. IV.	*Citrus (Aurantium) sinense.* Körner	

Diese Resultate sind insofern nicht eindeutig, als das Reifen der Früchte von *Carica Papaya* und *Philodendron pertusum* im Gewächshause an und für sich keinen ganz normalen Prozeß vorstellt, wenngleich die Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse auch richtig getroffen sind. Die Lebensfunktionen sind aber auch hier, wie bei anderen Gewächshauspflanzen, stark herabgedrückt.

Was *Cucumis utilissimus* anbelangt, so ist seine Entwicklung in den Gewächshäusern im Frühjahr zwar sehr intensiv, kann aber nicht als normal angesehen werden. Es ist eine bekannte Methode der Gärtner, durch Entfernen der männlichen Blüten eine übermäßige Befruchtung zu verhindern, um möglichst entwickeltes Fleisch bei geringer Körnerzahl zu gewinnen.

Das letzte Objekt bildeten die Körner der Apfelsinen, einer importierten Frucht, die einige Wochen Transport hinter sich hatte.

Wir führen hier die Beobachtungen des Saftes von *Carica Papaya* an, der infolge seines verschiedenen Verhaltens zu verschiedenen Dipeptiden nicht ohne Interesse ist.

Carica Papaya.

Der Drehungswinkel bei l = 1 dcm ist eine beständige Größe und = + 0,16°

5 ccm Saft + 5 ccm Leucylglycin. l = 1 dcm

22. I.	3^{54}	α = + 0,06	23. I.	6^{10}	α = + 0,18
	4^{15}	+ 0,10		7	+ 0,20
	5	+ 0,44	24. I.	9^{30}	+ 0,25
	6^{15}	+ 0,37		12^{30}	+ 0,22
23. II.	10	+ 0,37		3^{25}	+ 0,22
	12^{25}	+ 0,37	25. I.	12^{45}	+ 0,22
	4	+ 0,37		3	+ 0,22

2,5 ccm Saft + 2,5 ccm Glycyl-l-Tyrosin. l = 0,5 dcm

24. I.	3^{25}	α = + 0,53	25. I.	9^{30}	α = + 0,35
	5	+ 0,35		11	+ 0,30
	6	+ 0,25		12^{45}	+ 0,30
	7^{10}	+ 0,22		3	+ 0,30

Womit man die Vergrößerung des Drehungswinkels bei Leucylglycin erklären soll, ist schwer zu entscheiden. Die einzige Möglichkeit wäre an die Spaltung des d-Leucylglycins zu denken. Diese konnte jedoch vorher nicht beobachtet werden. Eine deutliche Spaltung von Glycyl-l-tyrosin konnte ich feststellen.

Der Saft der Apfelsinenkörner und *Cucumis* enthält Invertase.

Apfelsinenkörner.

1 ccm Saft + 9 ccm Rohrzucker. l = 1 dcm

11. III.	3^{15}	α = + 8,60
	7	+ 6,25
12. III.	10^{30}	+ 6,06

Cucumis.

4 ccm Saft + 6 ccm Rohrzucker. l = 1 dcm

8. IV.	11^{40}	α = + 3,58
	6	+ 3,25
9. IV.	3^{15}	+ 1,25

Die durchgeführten Versuche führen zu dem Ergebnis, daß die meisten Pflanzen der Frühlingsflora die angewandten drei Dipeptide nicht spalten. Eine Ausnahme bilden die Zwiebel und Pilze. Das negative Ergebnis berechtigt jedoch nicht zu dem Schlusse, daß den untersuchten Pflanzen peptolytische Fermente überhaupt fehlen. Es sei hier auf die Versuche von Abderhalden und seiner Schule hingewiesen, die ergaben, daß auch Pankreassaft gegenüber einer ganzen Anzahl von Polypeptiden wirkungslos ist. Es müßte also eine weit größere Anzahl von Polypeptiden als Versuchsobjekt angewendet werden. Desgleichen ist auch das mittels der optischen Methode gewonnene negative Resultat nicht immer beweiskräftig. Abderhalden und Pringsheim konnten nämlich zeigen, daß auch bei konstant bleibendem Drehungswinkel eine Spaltung erfolgt sein kann. Dies ist der Fall, wenn beide Komponenten des Razemkörpers gespalten werden Hier muß also die chemische Methode die endgültige Entscheidung liefern, d. h. es müssen die Spaltungsprodukte isoliert werden.

Als ein weiteres Ergebnis der mitgeteilten Versuche ist anzuführen, daß sich die Invertase während des Winterschlafes der Pflanze in aktivem Zustande befinden kann.

Hern Prof. Dr. E. Abderhalden spreche ich hiermit für die Anregung zu diesen Versuchen, seine Ratschläge und sein Interesse meinen besten Dank aus.

Es sei mir auch erlaubt, an dieser Stelle Herrn Professor S. Karsten, Direktor des Botanischen Instituts, für die Bereitwilligkeit, mit der er mir zu Pflanzenmaterial verhalf, meinen besten Dank auszusprechen.

Um eine bequemere Übersicht über die Resultate zu ermöglichen, führen wir dieselben hier in Form einer Tabelle an.

	Ruhende Pflanzen	Peptolyt. Fermente	Invertase
Samen:	1. *Brassica Napus oleifera*	negativ	—
	2. *Lathyrus sativus*	„	—
	3. *Linum usitatissimum*	„	—
Knospen:	4. *Syringa vulgaris*	„	negativ
	5. *Viscum album*	„	„
Blätter:	6. *Pinus Laricio*	„	„
	7. *Agave americana*	„	„
Rhizome:	8. *Convallaria maialis*	„	„
	9. *Iris germanica*	„	„
	10. *Tussilago Farfara*	„	positiv
Ganze Pflanzen:	11. *Lemna minor*	„	„
	12. *Sedum album*	„	„
	13. *Mamillaria gracile*	„	—
	14. *Opuntia coccinellifera*	„	—
	15. *Polytrichum commune*	„	—
	16. Lichen-spezies	„	—
	Pflanzen in Blüte und voller Entwicklung, gekeimte Samen.		
Gekeimte Pflanzen:	17. *Linum usitatissimum* 2 u. 6 Tg. alt	positiv	positiv
	18. *Brassica Napus oleifera* 2, 4, 5 und 7 Tage alt	negativ	„
	19. *Cucurbita Pepo* 5 Tage alt	positiv	„
	20. *Helianthus annuus* 5 Tage alt	„	„
	21. *Lathyrus sativus*	„	„

	22. *Phaseolus vulgaris*	positiv	negativ
Blühende Pflanzen:	23. *Hyacinthus orientalis*	„	„
	24. *Crocus sativus*	„	„
	25. *Scilla minor*	„	„
	26. *Tulipa Gesneriana*	„	positiv
	27. *Gagea lutea*	„	„
	28. *Phyllocactus hybridus*	„	„
	29. *Agave Americana*	„	„
	30. *Viola odorata*	negativ	„
	31. *Asarum europeum*	„	„
	32. *Lathyrus silvestris*	„	„
	33. *Anemone nemorosa*	„	„
	34. *Helleborus foetidus*	„	positiv
	35. *Capsella bursa pastoris*	„	„
	36. *Chelidonium maius*	„	negativ
	37. *Lemna minor*	„	positiv
	38. *Pulmonaria officinalis*	„	„
Entwickelte Knospen:			
	39. *Lonicera tatarica*	„	„
	40. *Sambucus nigra*	„	„
Wurzeln und Rhizome:			
	41. *Paris quadrifolia*	„	negativ
	42. *Polygonatum multiflorum*	„	„
	43. *Arum maculatum*	„	„
	44. *Phyteuma spicatum*	„	positiv
Oberirdische Pflanzenteile:			
	45. *Paris quadrifolia*	„	negativ
	46. *Polygonatum multiflorum*	„	positiv
	47. *Arum maculatum*	„	negativ
	48. *Secale cereale*	„	positiv
Pilze:	49. *Psalliota campestris*	positiv	„
	50. *Agaricus* (Spezies)	„	negativ
	51. *Lunularia cruciata*	negativ	„
Reifende Samen und Früchte:			
	52. *Carica Papeya*	positiv	„
	53. *Philodendron pertusum*	negativ	„
	54. *Cucumis*	„	positiv
	55. *Citrus (Aurantium) sinense*	„	„

Literatur.

1. Abderhalden, E., Die optische Methode u. ihre Verwendung bei biolog. Fragestellungen. (Handb. d. bioch. Arbeitsmethod. 5. I. p. 575.)

2. — u. Schittelhelm, A., Die Wirkung der proteolyt. Fermente keimender Samen des Weizens und d. Lupinen auf Polypeptide. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 49. 1906. p. 32.)

3. — u. Dahmhahn, Über den Gehalt ungekeimter u. gekeimt. Samen verschied. Pflanzenarten an peptolyt. Fermenten. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 57. 1908. p. 332.)

4. **Abderhalden** u. **Pringsheim**, H., Studien über die Spezifizität der peptolyt. Fermente bei verschied. Pilzen. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 59. 1909. p. 249.)
5. — —, Beitrag zur Technik des Nachweises intrazellularer Fermente. (Zeitschr. f. physiol. Chem. Bd. 65. 1910. p. 180.)
6. —, Synthese der Zellbausteine in Pflanze u. Tier. 1912.
7. —, Notiz zum Nachweis peptolytischer Fermente in Tier- und Pflanzengeweben. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 66. 1910. p. 137.)
8. **Green-Windisch**, Die Enzyme. 1901.
9. **Abderhalden**, E., und **Rilliet**, **Auguste**, Über die Spaltung einiger Polypeptide durch den Saft von *Psalliota campestris*. (Zeitschr. f. physiol. Chemie. 1908. 55. 395.)

Über das exzentrische Dickenwachstum an Wurzelkrümmungen und über die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums.

Von

A. Ursprung.

Mit 1 Abbildung im Text.

Obschon unsere Kenntnisse über das exzentrische Dickenwachstum durch zahlreiche Untersuchungen eine wesentliche Erweiterung und Vertiefung erfahren haben, sind wir doch von einer zuverlässigen Erklärung noch weit entfernt. Besonders auf die Frage nach den bewirkenden Ursachen läßt sich trotz vielfacher Bemühungen durchaus keine befriedigende Antwort geben. Um in diesem Punkte weiter zu kommen, wird man zwei Wege einschlagen können. Der eine besteht darin, daß man experimentell die Wirkung eines bestimmten Faktors studiert, unter bestmöglichem Ausschluß der übrigen Faktoren. Diese Versuche verlangen, besonders wenn sie mit größeren Holzpflanzen ausgeführt werden sollen, Einrichtungen, die sich nicht jeder verschaffen kann; auch müssen die Experimente oft auf längere Zeit sich ausdehnen, wenn man starke Ausschläge erhalten will. Starke Exzentrizitäten sind aber zweifellos besser geeignet, die bewirkenden Ursachen ausfindig zu machen, als schwache Zuwachsdifferenzen, wie sie beinahe an jedem Querschnitt vorkommen. Ich habe daher den zweiten Weg eingeschlagen und nach deutlichen Zuwachsverschiedenheiten gesucht, welche nach früheren Erfahrungen[1]) an den Krümmungsstellen zu erwarten waren.

Um ferner den schwer zu kontrollierenden Einfluß des Bodendruckes auszuschließen, benutzte ich ausschließlich solche Wurzelstücke, die gänzlich freilagen, oder doch nur auf kurze Strecken und ganz lose an den Boden grenzten.

---

[1]) Ursprung, A., Untersuchungen über das exzentrische Dickenwachstum an Stämmen und Ästen. (Beih. z. Bot. Centralbl. 1905. Bd. XIX. Abt. I. p. 213.)

Da an den Krümmungsstellen stets innere Längsspannungen vorkommen, und das Verhalten des Dickenwachstums oft auffallend regelmäßig ist, so schien es angebracht, im Anschluß an die morphologischen Untersuchungen die Bedeutung der Längsspannungen zu diskutieren, wobei natürlich auch die Erfahrungen an geraden Organen, sowie die einschlägigen Studien an Krautpflanzen berücksichtigt werden mußten.

Das Untersuchungsmaterial stammt zum größten Teil von Bäumen, die an steilen Abhängen wuchsen und bei denen ein Teil der Wurzeln streckenweise seit Jahren bloßgelegt war. Die Orientierung der abgesägten Wurzelstücke notierte ich an Ort und Stelle durch Anbringen von Marken und Aufnahme von Skizzen. Zu Hause wurde dann jede Krümmungsstelle quer durchgesägt und ausreichend geglättet.

Eine erschöpfende Darstellung des Zusammenhanges zwischen Krümmung und exzentrischem Dickenwachstum erfordert eine genaue Wiedergabe dieser beiden Größen, was durch Photographien zu geschehen hätte. Da infolge des exzentrischen Dickenwachstums die Krümmung von Jahr zu Jahr sich ändert, so müßte während vieler Jahre die Gestaltsveränderung der Wurzel auf photographischem Wege verfolgt oder doch ein in der Krümmungsebene verlaufender und durch das Mark gehender Längsschnitt reproduziert werden. Die Publikation eines umfangreicheren Materials in dieser Form ist aber mit Schwierigkeiten verbunden. Da ferner, wie wir später noch sehen werden, genauere quantitative Beziehungen zwischen der Krümmung und der Stärke der Exzentrizität nicht zu konstatieren und auch nicht zu erwarten sind, so habe ich von Figuren völlig Abstand genommen. Zur Veranschaulichung des exzentrischen Dickenwachstums begnügte ich mich bei jedem Querschnitt mit der Angabe von vier Radien, und um die Beziehung zwischen Krümmung und exzentrischem Dickenwachstum erkennen zu können, ist jeweils der Zuwachs auf der konkaven Seite fett gedruckt. Zähler und Nenner des Bruches geben den Gesamtzuwachs des Holzkörpers über und unter dem Mark an, die Zahlen vor und hinter dem Bruch bedeuten den Gesamtzuwachs des Holzkörpers links und rechts vom Mark. Wich die Richtung des stärksten Radius nur wenig von der vertikalen oder horizontalen ab, so wurde sie ihr gleichgesetzt. Es durfte dies deshalb geschehen, weil es uns nur auf die Darstellung der Beziehungen zwischen exzentrischem Dickenwachstum und Wurzelkrümmung ankam und weil bei unserem Untersuchungsmaterial der stärkste Radius in die Krümmungsebene fiel. Lag der exzentrische Querschnitt in einer horizontalen Ebene, so wurde jener Zuwachs in den Zähler gesetzt, welcher der Oberseite des vorhergehenden Schnittes entsprach. Wo nichts besonderes bemerkt ist, sind die Zuwachsgrößen in Zentimetern angegeben.

Um unsere Darstellungsweise an einem speziellen Beispiel zu erläutern, sei Wurzel 36 gewählt. Bei Schnitt 1, 3 und 5 ist die

Zahl vor dem Bruch fett gedruckt, was also sagen will, daß die Konkavität der Krümmung auf der linken Flanke liegt; bei Schnitt 4 liegt sie auf der rechten. Bei Schnitt 2 hat die Krümmung eine solche Richtung, daß sowohl die Oberseite wie auch die rechte Flanke mit einer Konkavität zusammenfallen.

Beobachtungen.

a. Wurzeln von Picea excelsa.

Die zunächst folgenden Wurzelstücke liegen horizontal und sind in annähernd horizontaler Ebene gekrümmt.

1. Die Wurzel führt an der untersuchten Stelle eine ziemlich scharfe Kurve aus und bildet einen Winkel von ca. 140°. Das Dickenwachstum erweist sich auf der konkaven Seite bedeutend gefördert. Die Exzentrizität

$$\mathbf{4{,}4}\ \frac{1{,}2}{1{,}2}\ 0{,}6$$

ist aber in einzelnen Ringen noch viel stärker als im Gesamtzuwachs, da in den letzten Jahren wahrscheinlich infolge des zum Teil schon verwirklichten Krümmungsausgleiches das Wachstum gleichmäßiger war. Als Beispiel sei ein Jahresring angeführt, der auf der konvexen Seite 0,3 mm, auf der konkaven dagegen 6 mm breit war.

2. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene mehrfach hin und hergekrümmt. Der stärkere Zuwachs liegt bald auf der linken, bald auf der rechten Flanke, fällt aber stets — ausgenommen Schnitt 2 — mit der konkaven Seite zusammen. Worauf die Ausnahmestellung des Schnittes 2 und die starke Epinastie der Wurzel zurückzuführen ist, läßt sich nicht feststellen.

Schnitt 1: $\mathbf{1{,}9}\ \frac{1{,}9}{0{,}4}\ 0{,}5$

Schnitt 2: $1{,}3\ \frac{1{,}9}{0{,}5}\ \mathbf{1{,}0}$

Schnitt 3: $\mathbf{1{,}6}\ \frac{1{,}7}{0{,}7}\ 1{,}1$

Schnitt 4: 0,7 —— **1,4**

Schnitt 5: **1,7** —— 0,6

Schnitt 6: $1{,}2\ \frac{1{,}7}{0{,}8}\ \mathbf{1{,}6}$

3. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene schwach S-förmig gekrümmt und die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert.

Schnitt 1: $\mathbf{1{,}7}\ \frac{1{,}2}{1{,}1}\ 0{,}9$

Schnitt 2: $0{,}9\ \frac{1{,}0}{1{,}1}\ \mathbf{1{,}5}$

4. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene S-förmig gekrümmt. Die erste Krümmung, welcher Schnitt 1 entspricht, ist stark, die zweite Krümmung bedeutend schwächer. Der stärkeren Krümmung entspricht die stärkere Exzentrizität. Wachstumsförderung der konkaven Seite.

Schnitt 1: **5,9** $\frac{1,2}{2,3}$ 0,7

Schnitt 2: 1,5 $\frac{2,0}{2,3}$ **3,7**

5. Die Wurzel ist ziemlich gleichmäßig S-förmig gekrümmt und die konkave Seite jeweils gefördert.

Schnitt 1: **4,5** $\frac{2,4}{3,2}$ 2,1

Schnitt 2: 2,0 $\frac{2,4}{2,8}$ **4,8**

6. Die Wurzel ist in horizontaler Ebene gekrümmt und die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert.

2,5 $\frac{1,7}{2,0}$ 1,7

7. Lage und Verhalten der Wurzel ist gleich wie im vorigen Fall.

1,9 $\frac{0,9}{1,4}$ 0,9

8. Die Wurzel weist in horizontaler Ebene eine ziemlich scharfe Krümmung auf.

2,0 $\frac{1,4}{3,3}$ 4,1

Hier fällt die Förderung der konvexen Seite auf; wodurch dieses abweichende Verhalten bedingt war, vermag ich nicht anzugeben. Die deutliche Hyponastie ist erwähnenswert, da die Wurzel dem Erdboden auflag.

9. Die Wurzel beschreibt einen halbkreisförmigen Bogen. Seine Orientierung im Raume ist unbekannt; es wird willkürlich angenommen, der Halbkreis liege in einer horizontalen Ebene. Die konkave linke Flanke ist dem Zentrum des Krümmungskreises zugekehrt:

Schnitt 1: **2,4** — 1,4
Schnitt 2: **1,9** — 1,5
Schnitt 3: **1,6** — 2,1
Schnitt 4: **2,6** — 1,2
Schnitt 5: **2,3** — 1,3

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, mit Ausnahme von Schnitt 3. An dieser abweichenden Stelle war jedoch das Dickenwachstum auf der konkaven Seite während einiger Zeit infolge einer Verletzung gehemmt und konnte erst nach dem Wundverschluß und der Neubildung des Kambiums wieder beginnen.

10. Schnitt 1: **2,9** $\frac{1,3}{1,5}$ 1,1

Schnitt 2: 0,5 ——— **4,4**

11. Schnitt 1: $1{,}1 \;\frac{1{,}2}{1{,}5}\; \mathbf{2{,}0}$
Schnitt 2: $\mathbf{1{,}6} \qquad 0{,}6$

12. Schnitt 1: $1{,}0 \;\frac{1{,}2}{1{,}3}\; \mathbf{1{,}8}$
Schnitt 2: $\mathbf{1{,}9} \;\frac{1{,}0}{1{,}2}\; 0{,}8$
Schnitt 3: $0{,}9 \;\frac{0{,}9}{1{,}3}\; \mathbf{2{,}2}$

13. $\mathbf{0{,}7} \;\frac{0{,}5}{0{,}5}\; 0{,}3$

14. $0{,}7 \;\frac{0{,}9}{1{,}6}\; \mathbf{1{,}7}$

Die stärkere Ausbildung der rechten Flanke läßt sich auf eine entsprechende Krümmung zurückführen; ob dies auch für die Hyponastie zutrifft, wurde leider nicht untersucht.

15. $0{,}7 \;\frac{1{,}2}{1{,}2}\; \mathbf{2{,}6}$

16. $0{,}3 \;\frac{0{,}6}{0{,}9}\; \mathbf{4{,}9}$

17. $0{,}2 \;\frac{0{,}3}{0{,}3}\; \mathbf{0{,}9}$

Die folgenden Wurzelstücke sind in annähernd vertikaler Ebene gekrümmt.

18. Das Wurzelstück weist in vertikaler Ebene drei Krümmungen auf. Schnitt 2 stammt aus der stärksten Krümmung und besitzt auch die stärkste Exzentrizität. Das Dickenwachstum ist stets auf der konkaven Seite gefördert, so daß zwei Schnitte deutlich epinastisch sind.

Schnitt 1: $1{,}0 \;\frac{\mathbf{1{,}1}}{0{,}5}\; 1{,}0$
Schnitt 2: $0{,}7 \;\frac{0{,}4}{\mathbf{2{,}0}}\; 0{,}9$
Schnitt 3: $0{,}7 \;\frac{\mathbf{1{,}8}}{0{,}7}\; 1{,}0$

19. Das Wurzelstück besitzt zwei Krümmungsstellen, welche ihre konkave Seite nach oben kehren; in beiden Fällen ist Epinastie vorhanden.

Schnitt 1: $1{,}9 \;\frac{\mathbf{2{,}2}}{1{,}9}\; 1{,}9$
Schnitt 2: $1{,}7 \;\frac{\mathbf{2{,}3}}{1{,}1}\; 1{,}9$

20. Das Wurzelstück besitzt drei Krümmungen; bei 1 und 3 liegt die konkave Seite nach unten, bei 2 nach oben. Bei 1 und 3 finden wir daher Hyponastie, bei 2 dagegen sehr deutliche Epinastie. Die große Bedeutung der Krümmungen für das exzentrische Dickenwachstum geht besonders deutlich aus den Schnitten 1 und 2 hervor, welche auf der Oberseite nur um 1 cm voneinander entfernt sind und trotzdem von starker Hyponastie zu noch stärkerer Epinastie

umschlagen. Die verschiedene Ausbildung der Flanken in Schnitt 2 ist auf eine Krümmung zurückzuführen, deren konkave Seite auf der rechten Flanke war, die aber heute beinahe vollständig ausgeglichen ist. Dementsprechend sind auch die letzten Jahresringe auf beiden Flanken gleichdick, während die ersten Ringe vornehmlich nach rechts oder schief nach oben rechts gefördert waren. Rotholz findet sich in schöner Ausbildung auf der Unterseite von Schnitt 3. Schnitt 2 zeigt Rotholz schief nach rechts oben, Schnitt 1 schief nach rechts unten, also jeweils auf der konkaven Seite der früheren Krümmung.

Schnitt 1: $1{,}7\ \dfrac{1{,}1}{\mathbf{3{,}5}}\ 1{,}6$

Schnitt 2: $0{,}8\ \dfrac{\mathbf{6{,}5}}{0{,}8}\ 2{,}0$

Schnitt 3: $0{,}8\ \dfrac{0{,}5}{\mathbf{4{,}6}}\ 1{,}2$

21. Das Wurzelstück besitzt zwei Krümmungen; bei 1 liegt die konkave Seite nach unten, bei 2 nach oben. Dementsprechend ist Stelle 1 hyponastisch, Stelle 2 epinastisch.

Schnitt 1: $1{,}6\ \dfrac{1{,}4}{\mathbf{3{,}3}}\ 2{,}3$

Schnitt 2: $1{,}4\ \dfrac{\mathbf{3{,}5}}{1{,}8}\ 2{,}5$

Die ungleiche Ausbildung der Flanken beruht auf einer schwächeren horizontalen Krümmung. Auch hier ist die konkave Seite gefördert. Die geförderten Seiten, also in Schnitt 2 die Oberseite und die rechte Flanke, enthalten Rotholz.

22. Das Wurzelstück besitzt drei Krümmungen; bei 1 liegt die konkave Seite nach oben, bei 2 und 3 nach unten.

Schnitt 1: $0{,}7\ \dfrac{\mathbf{1{,}4}}{0{,}9}\ 0{,}7$

Schnitt 2: $\dfrac{1{,}4}{\mathbf{1{,}7}}$

Schnitt 3: $1{,}4\ \dfrac{0{,}9}{\mathbf{2{,}1}}\ 1{,}0$

23. Der starken Exzentrizität entspricht eine starke Krümmung.

$1{,}6\ \dfrac{1{,}1}{\mathbf{8{,}3}}\ 2{,}0$

24. $2{,}4\ \dfrac{2{,}1}{\mathbf{4{,}1}}\ 2{,}7$

25. Das Wurzelstück besitzt eine Krümmung, welche die konkave Seite nach oben kehrt. Der Zuwachs ist auf der konkaven Seite gefördert und die Wurzel daher an der betreffenden Stelle epinastisch.

$2{,}6\ \dfrac{\mathbf{5{,}0}}{1{,}8}\ 2{,}5$

26. Das Wurzelstück bildet annähernd einen rechten Winkel, dessen einer Schenkel horizontal, der andere vertikal nach oben steht.

$$1{,}3 \;\frac{\mathbf{1{,}7}}{2{,}1}\; 1{,}1$$

Der stärkere Zuwachs liegt hier, abweichend von der Regel auf der konvexen Seite, doch ist die Exzentrizität nur schwach.

27. Das Wurzelstück ist bajonettartig gekrümmt.

Schnitt 1: $\mathbf{9{,}3} \;\frac{2{,}0}{2{,}3}\; 1{,}5$

Schnitt 2: $4{,}5 \;\frac{3{,}9}{4{,}2}\; \mathbf{7{,}1}$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite.

28. $0{,}7 \;\frac{\mathbf{3{,}1}}{0{,}5}\; 0{,}7$

29. Schnitt 1: $1{,}4 \;\frac{0{,}6}{\mathbf{0{,}7}}\; 1{,}3$

Schnitt 2: $1{,}6 \;\frac{\mathbf{6{,}6}}{1{,}3}\; 2{,}1$

Schnitt 3: $1{,}1 \;\frac{1{,}2}{\mathbf{3{,}5}}\; 1{,}3$

Schnitt 4: $1{,}7 \;\frac{1{,}7}{\mathbf{2{,}4}}\; 1{,}7$

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, wodurch die Wurzel an einer Stelle stark epinastisch wird.

30. Schnitt 1: $0{,}9 \;\frac{0{,}6}{\mathbf{1{,}6}}\; 0.8$

Schnitt 2: $0{,}9 \;\frac{\mathbf{0{,}4}}{1{,}0}\; 0{,}9$

Schnitt 3: $0{,}4 \;\frac{0{,}2}{\mathbf{1{,}7}}\; 0{,}5$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Das abweichende Verhalten von Schnitt 2 ist nur ein scheinbares, da die Wurzeloberseite an der betreffenden Stelle vor einigen Jahren eine Verletzung erlitt.

31. $1{,}4 \;\frac{1{,}3}{\mathbf{2{,}9}}\; 1{,}7$

32. Schnitt 1: $0{,}8 \;\frac{0{,}6}{\mathbf{2{,}4}}\; 0{,}9$

Schnitt 2: $\frac{0{,}4}{\mathbf{2{,}7}}$

33. $0{,}8 \;\frac{\mathbf{3{,}7}}{0{,}6}\; 0{,}9$

Die folgenden Wurzeln sind ganz unregelmäßig nach den verschiedensten Seiten gekrümmt. Die konkave Seite ist bei jeder Krümmung durch den fetten Druck der betreffenden Zuwachsgröße kenntlich gemacht. Fehlt bei einem Schnitt eine fettgedruckte Zahl, so war die Wurzel an der betreffenden Stelle gerade. Sind zwei Zahlen fettgedruckt, so liegt die Krümmungsebene nicht annähernd vertikal oder horizontal, sondern deutlich schief.

34. Schnitt 1: 1,5 $\frac{1,5}{1,5}$ **1,9**

Schnitt 2: **2,4** $\frac{0,9}{1,1}$ 0,8

Schnitt 3: 0,5 $\frac{0,4}{\mathbf{1,9}}$ 0,8

Der stärkere Zuwachs ist stets auf der konkaven Seite der Krümmung.

35. Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,5}$ 0,8

Schnitt 2: **1,0** $\frac{\mathbf{0,9}}{0,6}$ 0,6

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,6}$ 0,8

Schnitt 4: **1,2** $\frac{0,9}{0,8}$ 0,9

Schnitt 5: 0,5 $\frac{0,8}{0,8}$ **1,3**

Schnitt 6: **1,2** $\frac{0,6}{0,5}$ 0,3

Der stärkere Zuwachs liegt somit stets auf der konkaven Seite der Krümmung, auch dann, wenn die Konkavität nach oben gekehrt ist und die Wurzel dadurch epinastisch wird.

36. Schnitt 1: **2,2** $\frac{1,7}{1,7}$ 1,0

Schnitt 2: 1,2 $\frac{\mathbf{2,1}}{1,4}$ **2,4**

Schnitt 3: **2,4** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,0

Schnitt 4: 1,2 $\frac{1,2}{1,5}$ **1,9**

Schnitt 5: **1,7** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,2

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite.

37. Schnitt 1: 1,3 $\frac{1,0}{\mathbf{2,0}}$ 1,2

Schnitt 2: **1,8** $\frac{1,1}{1,2}$ 0,8

Schnitt 3: 0,8 $\frac{1,0}{1,2}$ **1,8**

Schnitt 4: **1,6** $\frac{1,2}{1,3}$ 1,1

Schnitt 5: 1,1 $\frac{1,3}{1,3}$ **1,6**

Schnitt 6: **1,7** $\frac{1,3}{1,3}$ 1,0

Schnitt 7: 1,0 $\frac{1,2}{1,4}$ **1,6**

Schnitt 8: **2,1** ——— 0,8

38. Schnitt 1: **3,4** $\frac{1{,}1}{1{,}0}$ 0,9

Schnitt 2: 0,9 $\frac{0{,}6}{\mathbf{3{,}7}}$ 1,1

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Typisches Rotholz war, wie die makroskopische und die mikroskopische Untersuchung zeigte, nicht nur auf der Unterseite von Schnitt 2, sondern auch auf der linken Flanke von Schnitt 1 ausgebildet, was wiederum deutlich zeigt, daß es durchaus nicht auf die Unterseite lokalisiert ist.

39. Schnitt 1: **2,2** $\frac{1{,}4}{1{,}7}$ 1,3

Schnitt 2: 1,1 $\frac{0{,}8}{\mathbf{3{,}9}}$ **1,5**

Schnitt 3: **2,9** $\frac{1{,}6}{1{,}7}$ 0,8

Schnitt 4: 1,2 $\frac{1{,}6}{2{,}0}$ **2,2**

40. Schnitt 1: **1,9** $\frac{1{,}0}{1{,}1}$ 0,8

Schnitt 2: 1,0 $\frac{\mathbf{2{,}0}}{0{,}6}$ 0,8

Schnitt 3: 1,1 $\frac{0{,}7}{\mathbf{1{,}7}}$ 1,1

41. Schnitt 1: **2,1** $\frac{0{,}9}{1{,}0}$ 0,8

Schnitt 2: 0,8 $\frac{1{,}0}{1{,}3}$ **2,1**

Schnitt 3: 1,2 $\frac{0{,}8}{\mathbf{1{,}5}}$ 1,1

42. Die Wurzel ist S-förmig gebogen. Schnitt 1 liegt am oberen, Schnitt 2 am unteren Ende der ersten Krümmung. Schnitt 3 liegt am obern, Schnitt 5 am unteren Ende der zweiten Krümmung, Schnitt 4 in deren Mitte. Die Schnitte 3 und 5 sind etwa 1 cm voneinander entfernt.

Schnitt 1: 0,7 $\frac{0{,}5}{\mathbf{0{,}9}}$ 0,9

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{1{,}2}}{0{,}6}$ 0,9

Schnitt 3: **1,1** $\frac{0{,}9}{\mathbf{1{,}3}}$ 0,7

Schnitt 4: **1,3** $\frac{0{,}6}{\mathbf{1{,}7}}$ 0,6

Schnitt 5: **1,0** $\frac{\mathbf{1{,}3}}{0{,}5}$ 0,6

Der Krümmung entsprechend sind die Schnitte abwechselnd epi- und hyponastisch. An der Stelle stärkster Krümmung (Schnitt 4) findet sich auch die stärkste Exzentrizität.

43. Schnitt 1: 0,9 $\frac{1,1}{\mathbf{1,7}}$ **1,5**

Schnitt 2: 0,6 $\frac{0,6}{\mathbf{2,8}}$ **1,4**

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{2,4}}{0,6}$ 1,0

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite.

44. Schnitt 1: 1,1 $\frac{1,0}{1,3}$ **1,8**

Schnitt 2: **1,9** $\frac{1,2}{1,4}$ 1,2

Schnitt 3: **1,9** $\frac{1,4}{1,5}$ 1,3

Schnitt 4: 0,5 $\frac{0,5}{\mathbf{2,2}}$ **1,4**

45. Schnitt 1: 1,6 $\frac{1,8}{2,0}$ **2,6**

Schnitt 2: 2,4 $\frac{2,5}{\mathbf{3,2}}$ 2,9

46. Schnitt 1: 2,1 $\frac{2,8}{\mathbf{4,9}}$ 2,1

Schnitt 2: **2,6** $\frac{\mathbf{5,2}}{1,5}$ 1,8

47. Schnitt 1: **2,8** $\frac{1,7}{1,7}$ 1,2

Schnitt 2: **3,0** $\frac{1,3}{\mathbf{2,2}}$ 1,3

Schnitt 3: 1,6 $\frac{1,1}{\mathbf{3,1}}$ 1,7

Schnitt 4: 1,3 —— **1,9**

48. Schnitt 1: **2,5** $\frac{0,8}{0,7}$ 0,5

Schnitt 2: 0,7 $\frac{0,8}{\mathbf{2,8}}$ 0,8

Schnitt 3: 1,5 $\frac{\mathbf{2,0}}{1,3}$ 1,4

49. Schnitt 1: **1,1** $\frac{0,5}{0,6}$ 0,5

Schnitt 2: **1,4** $\frac{0,6}{0,6}$ 0,4

Schnitt 3: 0,5 $\frac{0,3}{\mathbf{1,2}}$ 0,5

Schnitt 4: 0,2 $\frac{0,5}{0,6}$ **1,2**

50. Schnitt 1: 0,7 $\frac{\mathbf{1,9}}{0,7}$ 1,0

Schnitt 2: **1,4** $\frac{0,8}{0,8}$ 0,6

Schnitt 3: 0,6 $\frac{0,6}{0,9}$ **1,4**

51. Schnitt 1: $0{,}9 \,\frac{\mathbf{1{,}4}}{0{,}5}\, 1{,}0$

Schnitt 2: $0{,}8 \,\frac{0{,}9}{1{,}0}\, \mathbf{1{,}6}$

52. Schnitt 1: $4{,}4 \,\frac{\mathbf{11{,}2}}{2{,}7}\, 3{,}4$

Schnitt 2: $2{,}7 \,\frac{\mathbf{12{,}4}}{1{,}5}\, 3{,}2$

Schnitt 3: $4{,}1 \,\frac{4{,}3}{\mathbf{8{,}7}}\, \mathbf{5{,}3}$

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite, wodurch die Fichtenwurzel in Schnitt 1 und besonders in Schnitt 2 ganz bedeutend epinastisch wird.

53. Schnitt 1: $1{,}1 \,\frac{1{,}1}{1{,}2}\, \mathbf{1{,}5}$

Schnitt 2: $1{,}0 \,\frac{0{,}6}{\mathbf{1{,}9}}\, 1{,}1$

54. Schnitt 1: $1{,}0 \,\frac{0{,}7}{1{,}4}\, 1{,}0$

Schnitt 2: $1{,}2 \,\frac{\mathbf{1{,}4}}{0{,}8}\, 1{,}1$

Schnitt 3: $0{,}8 \,\frac{0{,}9}{1{,}0}\, \mathbf{1{,}9}$

Schnitt 4: $\mathbf{1{,}3} \,\frac{0{,}9}{1{,}0}\, 0{,}8$

Schnitt 5: $\mathbf{0{,}8} \,\frac{\mathbf{0{,}9}}{0{,}5}\, 0{,}5$

b. **Wurzeln von Fagus silvatica.**

Die folgenden Wurzeln sind in annähernd horizontaler Ebene gekrümmt.

55. $\mathbf{3{,}9} \,\frac{2{,}8}{2{,}2}\, 1{,}4$

56. $\mathbf{5{,}1} \,\frac{1{,}6}{0{,}7}\, 0{,}6$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Der scharfen und starken Krümmung (die Wurzel bildet einen Winkel von ca. 110°) entspricht eine starke Exzentrizität.

57. $1{,}0 \,\frac{1{,}2}{1{,}2}\, \mathbf{1{,}7}$

58. Schnitt 1: $\mathbf{2{,}8} \,\frac{0{,}7}{0{,}6}\, 0{,}5$

Schnitt 2: $0{,}5 \,\frac{1{,}0}{0{,}9}\, \mathbf{1{,}7}$

Schnitt 3: $\mathbf{1{,}9} \,\frac{0{,}9}{0{,}9}\, 0{,}7$

59. $\mathbf{2{,}4} \,\frac{0{,}9}{0{,}8}\, 0{,}5$

60. $0{,}7\ \dfrac{0{,}7}{0{,}7}\ \mathbf{1{,}1}$

61. Schnitt 1: $\mathbf{3{,}3}\ \dfrac{2{,}0}{1{,}8}\ 1{,}6$

Schnitt 2: $\mathbf{5{,}4}\ \dfrac{2{,}5}{1{,}5}\ 1{,}4$

Der stärkste Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Die stärkere Krümmung 2 besitzt die deutlichere Exzentrizität. Worauf die Epinastie von Schnitt 2 zurückzuführen ist, ließ sich nicht ermitteln.

62. $\mathbf{1{,}6}\ \dfrac{0{,}5}{0{,}5}\ 0{,}3$

63. Schnitt 1: $2{,}8\ \dfrac{3{,}0}{3{,}1}\ \mathbf{5{,}8}$

Schnitt 2: $\mathbf{5{,}4}\ \dfrac{3{,}3}{3{,}3}\ 2{,}3$

Der stärkere Zuwachs liegt jeweils auf der konkaven Seite, das eine Mal links, das andere Mal rechts. Die beiden Krümmungen sind ungefähr gleichstark und ebenso auch die beiden Exzentrizitäten.

64. $0{,}9\ \dfrac{2{,}5}{1{,}1}\ \mathbf{6{,}4}$

Der stärkste Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Die Epinastie beruht auf einer lokalen leistenförmigen Verdickung.

65. $1{,}1\ \text{———}\ \mathbf{2{,}3}$

66. $\mathbf{3{,}5}\ \dfrac{3{,}0}{2{,}6}\ 2{,}0$

67. $1{,}7\ \dfrac{1{,}2}{1{,}4}\ \mathbf{3{,}3}$

68. Schnitt 1: $0{,}3\ \dfrac{0{,}3}{0{,}5}\ \mathbf{1{,}1}$

Schnitt 2: $\mathbf{1{,}0}\ \dfrac{0{,}5}{0{,}4}\ 0{,}4$

69. Schnitt 1: $\mathbf{5{,}5}\ \dfrac{1{,}3}{1{,}5}\ 0{,}8$

Schnitt 2: $1{,}4\ \dfrac{1{,}6}{2{,}6}\ \mathbf{4{,}2}$

Schnitt 3: $\mathbf{4{,}2}\ \dfrac{2{,}3}{2{,}8}\ 1{,}6$

Die folgenden Wurzeln sind in annähernd vertikaler Ebene gekrümmt.

70. $1{,}1\ \dfrac{0{,}5}{\mathbf{2{,}7}}\ 0{,}7$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch die Wurzel typisch hyponastisch wird, was bei der gewöhnlich als epinastisch bezeichneten Buche bemerkenswert ist.

71. Schnitt 1: $3{,}2\ \dfrac{\mathbf{8{,}1}}{1{,}5}\ 2{,}6$

Schnitt 2: $3{,}7\ \dfrac{3{,}9}{\mathbf{4{,}9}}\ 3{,}9$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Der schwächeren Krümmung 2 entspricht auch eine schwächere Exzentrizität.

72. $1{,}6 \;\frac{\mathbf{4{,}5}}{1{,}1}\; 1{,}7$

73. Schnitt 1: $1{,}6 \;\frac{1{,}3}{\mathbf{6{,}2}}\; 1{,}6$
Schnitt 2: $1{,}9 \;\frac{\mathbf{4{,}0}}{1{,}6}\; 1{,}4$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch in Schnitt 1 eine deutliche Hyponastie zustande kommt.

74. Schnitt 1: $1{,}7 \;\frac{\mathbf{4{,}5}}{1{,}8}\; 3{,}1$
Schnitt 2: $2{,}0 \;\frac{2{,}5}{\mathbf{4{,}2}}\; 2{,}8$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, wodurch Schnitt 2 hyponastisch wird. Die Ursache für die ungleiche Ausbildung der Flanken ließ sich nicht mehr ermitteln.

75. Schnitt 1: $1{,}1 \;\frac{\mathbf{2{,}3}}{0{,}9}\; 1{,}0$
Schnitt 2: $0{,}7 \;\frac{\mathbf{1{,}6}}{0{,}5}\; 0{,}6$

76. $1{,}1 \;\frac{1{,}0}{\mathbf{1{,}6}}\; 1{,}0$

77. Schnitt 1: $1{,}6 \;\frac{1{,}4}{\mathbf{4{,}6}}\; 1{,}7$
Schnitt 2: $1{,}6 \;\frac{\mathbf{5{,}0}}{1{,}3}\; 1{,}7$
Schnitt 3: $2{,}1 \;\frac{1{,}8}{\mathbf{3{,}8}}\; 1{,}9$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite, und da dieselbe zweimal nach unten und einmal nach oben gekehrt ist, so sind zwei Schnitte hyponastisch und einer epinastisch.

78. Schnitt 1: $2{,}2 \;\frac{2{,}1}{\mathbf{2{,}7}}\; 2{,}4$
Schnitt 2: $1{,}8 \;\frac{\mathbf{3{,}9}}{2{,}4}\; 2{,}1$

79. Schnitt 1: $1{,}8 \;\frac{2{,}5}{\mathbf{4{,}7}}\; 1{,}4$
Schnitt 2: $1{,}8 \;\frac{\mathbf{5{,}3}}{1{,}3}\; 1{,}8$
Schnitt 3: $2{,}0 \;\frac{2{,}1}{\mathbf{3{,}5}}\; 2{,}1$

80. $1{,}6 \;\frac{1{,}3}{\mathbf{2{,}2}}\; 1{,}6$

81. $1{,}6 \;\frac{\mathbf{2{,}4}}{1{,}1}\; 1{,}0$

Die Epinastie ist mit einer entsprechenden Krümmung verbunden; ob dies auch für die stärkere Ausbildung der linken Flanke zutrifft, wurde nicht notiert und konnte später, da die Wurzel verloren ging, nicht mehr nachgeprüft werden.

82. Schnitt 1: $\frac{0{,}7}{\mathbf{1{,}5}}$

Schnitt 2: $\frac{\mathbf{1{,}1}}{0{,}7}$

Schnitt 3: $\frac{0{,}7}{\mathbf{1{,}2}}$

83. $0{,}9 \frac{0{,}6}{\mathbf{2{,}1}} 0{,}9$

84. Schnitt 1: $0{,}7 \frac{\mathbf{2{,}1}}{0{,}6} 0{,}7$

Schnitt 2: $0{,}7 \frac{0{,}5}{\mathbf{1{,}6}} 0{,}7$

85. $1{,}9 \frac{\mathbf{4{,}9}}{1{,}4} 1{,}4$

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Ob auch die Förderung der linken Flanke auf einer entsprechenden, früher vorhandenen Krümmung beruht, ließ sich nicht mehr feststellen.

86. $1{,}8 \frac{\mathbf{4{,}1}}{1{,}8} 2{,}0$

87. Schnitt 1: $0{,}9 \frac{0{,}8}{\mathbf{1{,}9}} 1{,}0$

Schnitt 2: $0{,}9 \frac{\mathbf{2{,}4}}{0{,}5} 0{,}8$

88. $0{,}6 \frac{0{,}5}{\mathbf{2{,}0}} 0{,}5$

89. Schnitt 1: $0{,}6 \frac{0{,}5}{\mathbf{1{,}0}} 0{,}6$

Schnitt 2: $0{,}8 \frac{\mathbf{1{,}2}}{0{,}6} 0{,}6$

89a. Die Wurzel beschreibt eine scharfe Krümmung um 180° und kehrt die konkave Seite abwärts. Die beiden Schenkel stehen vertikal und der Schnitt ist in vertikaler Ebene geführt.

$0{,}9 \frac{0{,}6}{\mathbf{9{,}2}} 1{,}0$

Die Wurzel ist somit an der Krümmungsstelle äußerst stark hyponastisch. Die folgenden Wurzeln sind in den verschiedensten Ebenen gekrümmt. Die Bezeichnung ist dieselbe wie in den entsprechenden Fällen von *Picea*.

90. Schnitt 1: $0{,}7 \frac{0{,}4}{\mathbf{2{,}4}} 0{,}7$

Schnitt 2: $1{,}0 \frac{\mathbf{1{,}3}}{0{,}6} 0{,}9$

Schnitt 3: $1{,}0 \frac{1{,}8}{\mathbf{0{,}6}} 0{,}9$

Schnitt 4: $0{,}9 \frac{0{,}9}{\mathbf{1{,}4}} 0{,}9$

Schnitt 5: **1,2** $\frac{\mathbf{1,6}}{0,6}$ 0,7

Der stärkere Zuwachs liegt stets auf der konkaven Seite. Dementsprechend ist der Zuwachs auf der Unterseite gefördert, wenn die Konkavität nach unten gerichtet ist.

91.
Schnitt 1: **8.2** $\frac{1,0}{3,3}$ 2,2
Schnitt 2: 3,3 $\frac{3,4}{3,4}$ **5,1**
Schnitt 3: 3,6 $\frac{\mathbf{6,4}}{3,5}$ 2,8
Schnitt 4: 3,8 $\frac{1,8}{\mathbf{6,5}}$ 3,0

Der stärkste Zuwachs erfolgt nach der konkaven Seite hin. Ob die Hyponastie von Schnitt 1 auf eine entsprechende, früher vorhandene Krümmung zurückzuführen ist, ließ sich nicht ermitteln.

92.
Schnitt 1: **1,2** $\frac{0,7}{\mathbf{2,8}}$ 0,9
Schnitt 2: 0,6 $\frac{\mathbf{2,7}}{0,7}$ **1,4**
Schnitt 3: 0,8 $\frac{\mathbf{1,6}}{0,6}$ 0,9

93.
Schnitt 1: 1,2 $\frac{\mathbf{4,7}}{0,7}$ 0,9
Schnitt 2: **2,7** $\frac{\mathbf{2,2}}{0,7}$ 1,4

94.
Schnitt 1: 0,5 $\frac{0,6}{\mathbf{0,8}}$ 0,6
Schnitt 2: **0,9** $\frac{0,4}{0,5}$ 0,3
Schnitt 3: 0,3 $\frac{\mathbf{1,3}}{0,2}$ 0,3
Schnitt 4: **1,0** $\frac{0,6}{0,3}$ 0,3

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Den stärksten Exzentrizitäten (Schnitt 2 und 3) entsprechen auch die stärksten Krümmungen.

95.
Schnitt 1: 0,5 $\frac{0,3}{\mathbf{2,3}}$ 0,4
Schnitt 2: 0,7 $\frac{\mathbf{1,0}}{0,4}$ 0,6
Schnitt 3: 0,4 $\frac{0,4}{\mathbf{1.3}}$ 0,4
Schnitt 4: **0,9** $\frac{0,5}{0,5}$ 0,5
Schnitt 5: 0,4 $\frac{\mathbf{1,1}}{0,3}$ 0,4

96.
Schnitt 1: 0,2 $\frac{0,6}{0,4}$ **2,0**

Schnitt 2: 0,3 $\frac{0{,}4}{0{,}7}$ **2,0**

Schnitt 3: 0,6 $\frac{0{,}5}{\mathbf{1{,}5}}$ 0,8

97. Schnitt 1: 1,5 $\frac{2{,}3}{1{,}3}$ **3,3**

Schnitt 2: 1,6 $\frac{\mathbf{3{,}4}}{1{,}3}$ 1,5

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Ob die Epinastie von Schnitt 1 auf einer entsprechenden früheren Krümmung beruht, vermag ich nicht anzugeben.

98. Schnitt 1: 1,8 $\frac{1{,}7}{\mathbf{4{,}4}}$ 2,3

Schnitt 2: **4,6** $\frac{1{,}5}{\mathbf{2{,}4}}$ 1,9

Schnitt 3: 1,0 $\frac{1{,}3}{1{,}3}$ **7,5**

Schnitt 4: 1,5 $\frac{\mathbf{6{,}0}}{1{,}6}$ 1,9

Der stärkere Zuwachs liegt auf der konkaven Seite. Den stärkeren Exzentrizitäten entsprechen stärkere Krümmungen.

99. Schnitt 1: 3,1 $\frac{3{,}0}{2{,}9}$ **4,4**

Schnitt 2: 3,0 $\frac{3{,}1}{4{,}5}$ 3,3

100. Schnitt 1: 2,0 $\frac{\mathbf{7{,}3}}{1{,}3}$ 2,1

Schnitt 2: 1,4 $\frac{2{,}2}{1{,}6}$ **8,6**

Schnitt 3: **5,9** $\frac{3{,}0}{2{,}2}$ 2,9

101. Schnitt 1: **2,9** $\frac{\mathbf{1{,}4}}{1{,}1}$ 0,9

Schnitt 2: 0,7 $\frac{1{,}0}{0{,}8}$ **4,1**

Schnitt 3: **1,4** $\frac{0{,}7}{\mathbf{2.6}}$ 0,8

Schnitt 4: 1,8 $\frac{\mathbf{2{,}1}}{0{,}9}$ **0,9**

Schnitt 5: **2,7** $\frac{0{,}7}{0{,}8}$ 0,5

Schnitt 6: 0,5 $\frac{0{,}8}{1{,}1}$ **2,8**

Schnitt 7: **3,1** $\frac{\mathbf{1{,}0}}{0{,}5}$ 0,5

Schnitt 8: 1,2 $\frac{\mathbf{1{,}6}}{0{,}9}$ 1,3

Der stärkere Zuwachs liegt überall auf der konkaven Seite, mit Ausnahme der Flanke von Schnitt 4. Worauf diese Unregelmäßigkeit zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben.

102. Schnitt 1: $1{,}5 \; \frac{1{,}1}{\mathbf{2{,}5}} \; 1{,}8$

Schnitt 2: $1{,}3 \; \frac{\qquad}{} \; \mathbf{2{,}0}$

Schnitt 3: $\mathbf{2{,}6} \; \frac{1{,}4}{1{,}2} \; 1{,}1$

Schnitt 4: $1{,}6 \; \frac{1{,}6}{1{,}9} \; \mathbf{2{,}6}$

103. Schnitt 1: $2{,}7 \; \frac{\mathbf{3{,}5}}{2{,}2} \; 2{,}6$

Schnitt 2: $\mathbf{3{,}3} \; \frac{2{,}6}{2{,}7} \; 2{,}5$

Schnitt 3: $2{,}4 \; \frac{\mathbf{3{,}8}}{2{,}0} \; 2{,}3$

104. Schnitt 1: $2{,}3 \; \frac{2{,}0}{1{,}9} \; \mathbf{4{,}3}$

Schnitt 2: $1{,}3 \; \frac{\mathbf{4{,}0}}{1{,}6} \; 1{,}6$

Schnitt 3: $1{,}1 \; \frac{\mathbf{5{,}6}}{0{,}8} \; 1{,}1$

105. Schnitt 1: $1{,}2 \; \frac{2{,}0}{\mathbf{4{,}2}} \; \mathbf{2{,}1}$

Schnitt 2: $1{,}2 \; \frac{1{,}1}{\mathbf{6{,}2}} \; 1{,}2$

106. Schnitt 1: $1{,}2 \; \frac{1{,}5}{\mathbf{2{,}6}} \; 1{,}4$

Schnitt 2: $\mathbf{2{,}3} \; \frac{1{,}5}{1{,}4} \; 1{,}1$

Schnitt 3: $1{,}5 \; \frac{1{,}5}{1{,}4} \; \mathbf{2{,}0}$

107. Schnitt 1: $1{,}6 \; \frac{0{,}7}{\mathbf{2{,}5}} \; 1{,}5$

Schnitt 2: $\mathbf{2{,}5} \; \frac{\mathbf{1{,}7}}{1{,}2} \; 1{,}2$

Schnitt 3: $1{,}3 \; \frac{1{,}1}{\mathbf{2{,}2}} \; 1{,}3$

Schnitt 4: $1{,}1 \; \frac{\mathbf{1{,}3}}{0{,}6} \; 1{,}4$

Schnitt 5: $0{,}7 \; \frac{0{,}5}{\mathbf{2{,}5}} \; 0{,}6$

Schnitt 6: $1{,}0 \; \frac{\mathbf{1{,}1}}{0{,}7} \; \mathbf{1{,}7}$

Schnitt 7: $\mathbf{1{,}6} \; \frac{0{,}5}{0{,}8} \; 0{,}6$

108. $\mathbf{2.2} \; \frac{1{,}8}{\mathbf{3{,}9}} \; 1{,}6$

109. Schnitt 1: $1{,}1 \; \frac{0{,}9}{\mathbf{1{,}5}} \; \mathbf{2{,}6}$

Schnitt 2: $\mathbf{2{,}9} \; \frac{1{,}0}{0{,}7} \; 0{,}3$

Schnitt 3: 0,8 $\frac{1,0}{1,0}$ **3,0**

Schnitt 4: **3,3** $\frac{0,7}{1,0}$ 0,5

110. Schnitt 1: 1,1 $\frac{\mathbf{1,5}}{0,6}$ 1,0

Schnitt 2: **1,7** $\frac{0,8}{0,8}$ 0,6

111. Schnitt 1: **2,1** $\frac{0,9}{1,0}$ 1,0

Schnitt 2: 0,8 $\frac{\mathbf{2,2}}{0,6}$ 1,1

Schnitt 3: 0,7 $\frac{\mathbf{2,3}}{0,8}$ **1,5**

Schnitt 4: 1,5 $\frac{1,2}{\mathbf{2,3}}$ 1,4

Schnitt 5: 1,2 $\frac{\mathbf{2,9}}{1,1}$ 1,1

112. Diese Wurzel wurde deshalb aufgenommen, um zu zeigen, daß es zur Erzeugung starker Exzentrizitäten durchaus nicht dicker Organe bedarf. Die Wurzel beschreibt mehrere scharfe Krümmungen und es sind für jeden Schnitt die Zuwachsgrößen auf der konkaven und konvexen Seite einander gegenübergestellt. Als Einheit wurde hier, im Gegensatz zu den übrigen Messungen, nicht der Zentimeter, sondern der Millimeter zugrunde gelegt.

Schnitt 1: 0,3 — **3,8** mm
Schnitt 2: **4,0** — 1,4 mm
Schnitt 3: 0,8 — **3,0** mm
Schnitt 4: **3,8** — 0,7 mm
Schnitt 5: 0,6 — **3,5** mm

Der stärkere Zuwachs findet sich auch hier regelmäßig auf der konkaven Seite.

c. **Wurzeln anderer Herkunft.**

Die überwiegende Mehrzahl der untersuchten Wurzeln stammt von *Fagus* und *Picea*. Die wenigen Wurzeln anderer Herkunft sind in Folgendem zusammengestellt.

Prunus avium.

113. 1,8 $\frac{\mathbf{3,1}}{1,8}$ 2,0

114. Schnitt 1: 0,8 $\frac{0,6}{\mathbf{2,1}}$ 1,0

Schnitt 2: 0,8 $\frac{1,3}{1,3}$ **1,9**

Schnitt 3: **2,1** $\frac{1,3}{1,3}$ 0,9

Salix spec.

115. Schnitt 1: **2,0** $\frac{1,1}{\mathbf{1,5}}$ 1,0

Schnitt 2: **3,9** — 1,0

Schnitt 3: 0,9 $\frac{0,5}{\mathbf{3,9}}$ 1,1

Schnitt 4: 1,1 $\frac{1,1}{\mathbf{1,8}}$ 1,3

Schnitt 5: 1,4 $\frac{\mathbf{2,0}}{1,2}$ 1,4

Tilia spec.

116. 0,3 $\frac{0,6}{0,8}$ **1,3**

Pinus silvestris.

117. Schnitt 1: 1,5 $\frac{1,7}{\mathbf{4,4}}$ 1,8

Schnitt 2: **2,8** $\frac{\mathbf{4,1}}{1,8}$ 1,6

118. Schnitt 1: 1,3 $\frac{0,7}{\mathbf{2,9}}$ 1,3

Schnitt 2: 1,5 $\frac{\mathbf{2,8}}{0,8}$ 1,4

119. Schnitt 1: 2,5 $\frac{\mathbf{2,4}}{1,4}$ 2,5

Schnitt 2: 2,4 $\frac{0,8}{\mathbf{3,2}}$ 2,0

Schnitt 3: 1,5 — **2,3**

Auch hier liegt der stärkere Zuwachs stets auf der konkaven Seite, wodurch an mehreren Stellen deutliche Epinastie zustande kommt.

Resultate der Beobachtungen.

An 54 Wurzeln von *Picea excelsa* wurden 153 Krümmungen untersucht. Es ergab sich, daß in 148 Fällen das Dickenwachstum des Holzkörpers auf der konkaven, in 5 Fällen auf der konvexen Seite gefördert war. Hieraus können wir die Regel ableiten, daß an Krümmungsstellen der Wurzeln von *Picea excelsa* das Dickenwachstum ein exzentrisches ist und daß der stärkere Zuwachs auf der konkaven Seite liegt. Ein abweichendes Verhalten zeigen Schnitt 2 von Wurzel 2, Wurzel 8, Schnitt 3 von Wurzel 9, Wurzel 26 und Schnitt 2 von Wurzel 30. Bei Wurzel 9 und 30 hatte jedoch auf der gehemmten Seite eine Verletzung stattgefunden, so daß wir diese Fälle ausschließen müssen. Bei den Wurzeln 2 und 26 sind die Exzentrizitäten nur schwach 1,3 : 1 und 2,1 : 1,7; auf derartige geringe Differenzen lege ich aber, wie schon einleitend bemerkt wurde, überhaupt kein großes Gewicht, da wir, von besonders günstigen Fällen abgesehen, zurzeit wohl kaum ihre

Erklärung versuchen können. Es bleibt jetzt noch Wurzel 8 übrig, bei der zwar die Exzentrizität nicht sehr stark ist, 2,0 : 4,1, die aber trotzdem ein besonderes Interesse besitzt, weil sie eine starke und scharfe Krümmung aufweist und dabei ein Verhalten zeigt, das ich bei keiner andern Wurzel von annähernd gleichem Durchmesser und gleicher Krümmung wieder gefunden habe. Auf welche spezielle Verhältnisse diese Ausnahmestellung zurückzuführen ist, vermag ich nicht anzugeben.

An 59 Wurzeln von *Fagus silvatica* wurden 156 Krümmungen untersucht. In 155 Fällen war das Dickenwachstum auf der konkaven, in 1 Fall (Wurzel 101, Schnitt 4) auf der konvexen Seite gefördert. Die Ursache dieses abnormalen Verhaltens ist mir nicht bekannt.

Die wenigen Wurzeln, die von andren Bäumen stammten, zeigten stets den stärkeren Zuwachs auf der konkaven Seite.

Die Stärke der Exzentrizität läßt sich einfach in der Weise ausdrücken, daß man angibt, wieviel mal — bei dem in der Krümmungsebene liegenden Durchmesser — der eine Radius größer ist als der andere. In dieser Weise gemessen erhält die Exzentrizität Werte, die bei *Picea* ansteigen von 1 bis zu 16, bei *Fagus* von 1 bis zu 15. Am häufigsten finden sich Exzentrizitäten von der Stärke 2, geringere Werte sind weniger häufig und größere werden im Allgemeinen um so seltener, je mehr der Zuwachs auf den antagonistischen Seiten differiert.

An unserem Untersuchungsmaterial konnten wir ferner feststellen, daß starke Exzentrizitäten gewöhnlich mit starken Krümmungen verbunden sind und daß andererseits ganz schwache Biegungen meistens auch nur schwache Exzentrizitäten besitzen. Dieses Verhalten ist dann besonders auffällig, wenn es an benachbarten Querschnitten derselben Wurzel sich vorfindet; es wurde auch bereits in einigen Fällen bei Anführung der Messungen erwähnt. Gesetzmäßige, quantitative Beziehungen zwischen der Stärke der Wurzelkrümmung und des exzentrischen Dickenwachstums sind allerdings nicht vorhanden und dürfen schon deshalb nicht erwartet werden, weil durch die Kambiumtätigkeit die Krümmung von Jahr zu Jahr verändert wird und weil daher die Wurzel zur Zeit der Untersuchung eine ganz andere Gestalt besitzen kann als zu Beginn des exzentrischen Dickenwachstums. Neben solchen Faktoren, deren Veränderungen sich nachträglich noch feststellen lassen, kommen aber auch andere in Betracht, welche völlig unkontrollierbar sind. Zu ihnen gehören gewaltsame Krümmungsänderungen, wie sie auf abschüssigem Terrain durch Rutschungen hervorgerufen werden.

Picea und *Fagus* werden oft als typische Beispiele für Hyponastie und Epinastie angeführt. Schon früher habe ich gezeigt, daß an gekrümmten Stämmen und Ästen Ausnahmen von dieser Regel sehr häufig sind und diese neuen Untersuchungen zeigen, daß die Wurzeln sich ähnlich verhalten. Bei *Picea excelsa* kamen auf 81 hyponastische Schnitte 36 epinastische, bei *Fagus silvatica* auf 57 hyponastische 67 epinastische. Berücksichtigt man nur solche Durchmesser, welche — wenigstens zur Zeit der Untersuchung — in keiner Krümmungsebene lagen, so entfallen bei *Picea* auf 41 hyponastische 9 epinastische Schnitte, bei *Fagus* auf 22 epinastische 16 hyponastische. Es ist also jedenfalls, wie schon die Stämme und Äste gezeigt hatten, die Hyponastie bei *Picea* deutlicher ausgesprochen als die Epinastie bei *Fagus*.

Die Bedeutung der Krümmungen für das exzentrische Dickenwachstum ist aus unseren Messungen zu ersehen und wird besonders dann sehr deutlich, wenn dieselbe Wurzel mehrfach hin- und hergekrümmt ist und daher bald die Ober- oder Unterseite, bald die linke oder rechte Flanke gefördert zeigt. Diese Änderungen der Krümmung und der Exzentrizität sind natürlich unter sonst gleichen Umständen umso auffälliger, je rascher sie erfolgen. Um einen Begriff zu geben von der Schnelligkeit der Änderungen, habe ich an einer kleinen Auswahl von Wurzelstücken neben den in Betracht fallenden Zuwachsgrößen auch die Entfernung der betreffenden Querschnitte angeführt. Links steht der Zuwachs des einen, rechts der Zuwachs des andern Schnittes, die Zahl innerhalb des Pfeiles gibt die Entfernung der beiden Schnitte an. Als Einheit dient hier wie früher der Zentimeter.

Wurzeln von *Fagus*.	$\frac{\mathbf{6{,}4}}{3{,}5}$	←«	26	»→	$\frac{1{,}8}{\mathbf{6{,}5}}$
	$\frac{\mathbf{7{,}3}}{1{,}3}$	←«	20	»→	1,4—**8,6**
	1,4—**8,6**	←«	14	»→	**5,9**—2,9
	4,6—1,9	←«	9	»→	1,0—**7,5**
	$\frac{\mathbf{5{,}6}}{1{,}1}$	←«	7	»→	$\frac{1{,}7}{\mathbf{3{,}8}}$
	5,1—0,9	←«	4,5	»→	1,3—**3,8**
Wurzeln von *Picea*.	**9,2**—1,4	←«	11	»→	4,5—**7,1**
	$\frac{\mathbf{12{,}4}}{1{,}5}$	←«	8	»→	**8,7**—4,2
	$\frac{0{,}6}{\mathbf{6{,}7}}$	←«	7	»→	$\frac{\mathbf{6{,}6}}{1{,}3}$
	$\frac{1{,}1}{\mathbf{3{,}5}}$	←«	3	»→	$\frac{\mathbf{6{,}5}}{0{,}8}$

Nachdem wir die Tatsachen und die aus ihnen sich ergebenden Gesetzmäßigkeiten mitgeteilt haben, wollen wir jetzt dazu übergehen, die kausalmechanischen und teleologischen Erklärungsversuche zu diskutieren.

Kausalmechanische Erklärungsversuche.

Von den verschiedenen Faktoren, welche zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums herbeigezogen worden sind, kommen für uns in erster Linie die Längsspannungen in Betracht. Die Art und Weise ihrer Einwirkung kann eine sehr verschiedene sein. Bald treten sie als reine Zugspannungen oder reine Druckspannungen auf, gewöhnlich sind jedoch die Zug- und Druckspannungen kombiniert, wie das der Fall ist, wenn ein Organ durch das Eigengewicht, den Wind oder in anderer Weise auf Biegung in Anspruch genommen wird. Kombinierte Zug-Druckspannungen entstehen aber auch ohne jede biegende Kraft, wenn ein gekrümmtes Organ in die Dicke wächst oder wenn ein gerades Organ gewaltsam an der geo- oder heliotropischen Krümmung verhindert wird.

Zu einer genaueren Analyse der Bedeutung der Längsspannungen sollen zunächst die kombinierten Zug-Druckspannungen besprochen werden, und zwar 1. ihr gemeinsames Vorkommen mit exzentrischem Wachstum, 2. ihre Beziehungen zu dem Sinn der Exzentrizität und 3: ihre Beziehungen zu den anatomischen Differenzen der antagonistischen Seiten. Weiter muß untersucht werden ob sich die Wirkung der kombinierten Längsspannungen aus der Wirkung der reinen Zug- und Druckspannungen ableiten läßt.

I. Das gemeinsame Vorkommen von Längsspannungen und exzentrischem Wachstum.

1. Gemeinsames Vorkommen von kombinierten Zug-Druckspannungen und exzentrischem Wachstum.

Bei den von mir untersuchten Wurzeln war sowohl bei Koniferen, wie auch bei Laubhölzern an den Krümmungen die konkave Seite im Dickenwachstum gefördert, die konvexe Seite gehemmt. Das stärkste Dickenwachstum fand bald senkrecht nach oben, bald senkrecht nach unten, bald in einer horizontalen, bald in irgend einer schiefen Ebene statt, es erfolgte in den verschiedensten Richtungen, welche weder zum Erdradius noch zu den einfallenden Licht- und Wärmestrahlen in irgend einer Beziehung standen; ebenso wurden die verschiedensten Seiten vom Regen getroffen oder vom feuchten Erdboden berührt. Der Schwerkraft, dem Eigengewicht und den Atmosphärilien kommt somit in unserem Falle sicher keine Bedeutung zu und auch der Wind und die Zentrifugalkraft spielen natürlich keine Rolle. Auf die Ernährungsverhältnisse kommen wir später zu sprechen; sie sind nur schwer zu kontrollieren und lassen daher der Spekulation Tür und Tor offen.

Um die Ursache für das exzentrische Dickenwachstum an Krümmungsstellen aufzufinden, wird man nach solchen Faktoren suchen, die regelmäßig und in bestimmter Orientierung bei Krümmungen auftreten müssen. Hierher gehören nun zweifellos longitudinale Zug- und Druckspannungen. Wenn ein junges, etwa rechtwinkelig gebogenes Wurzelstück in die Dicke wächst, so wird die konvexe Seite immer länger, die konkave immer kürzer. Der Kambiumzylinder, der früher die Länge des Markes besaß, muß auf der konvexen Seite einen Längszug, auf der konkaven einen Längsdruck erleiden. Diese Druck- und Zugspannungen werden, ceteris paribus, um so größer sein, je stärker die Krümmung ist und je mehr sich das Kambium vom Mark entfernt. Eine Proportionalität darf jedoch nicht erwartet werden, da die vorausgesetzten gleichen Bedingungen nicht vorhanden zu sein brauchen; die Kambiumzellen können ja, wie wir wohl mit ziemlicher Sicherheit annehmen dürfen, gleitendes Wachstum ausführen und sich daher der Verkürzung der Konkavseite anpassen.

Wie an den Wurzelkrümmungen, so finden wir auch an den Krümmungen der Stämme und Äste exzentrisches Dickenwachstum. Zu den bei den Wurzeln erwähnten Längsspannungen kommen hier noch andere hinzu, welche meistens auf das Eigengewicht oder auf Windwirkung zurückzuführen sind. Die Verhältnisse werden daher komplizierter, indem in der nach oben gerichteten Konkavität einer Astkrümmung das Dickenwachstum auf einen Längsdruck, das Eigengewicht aber auf einen Längszug hinarbeitet.

Auch geradlinie Stämme und Äste sind deutlich exzentrisch, wenn sie durch das Eigengewicht, durch einseitigen Wind¹) oder einseitige Kronenausbildung²) auf Biegung in Anspruch genommen werden. Jede Biegung ist aber notwendig mit einer Zug-Druckspannung verbunden.

Ähnlich wie verholzte Achsen verhalten sich einjährige Krautsprosse. Krümmungsstellen sind häufig exzentrisch³) und auch gerade plagiotrope Organe, wie z. B. Fruchtstiele, zeigen oft einen ähnlichen Bau.⁴)

Selbst bei Thallophyten, wie *Phycomyces,*⁵) *Bryopsis, Derbesien*⁶) ist an Krümmungen eine verschiedene Ausbildung der antagonistischen Seiten beobachtet worden.

Eine Bedeutung der Zug-Druckspannungen wird noch wahrscheinlicher, wenn es gelingt zu zeigen, daß zentrische Achsen nach der Einwirkung von Längsspannungen exzentrisch werden. Derartige Erfolge sind schon vielfach erzielt worden. So finden wir unter anderem bei Hartig und Metzger Stämme und Äste angeführt, welche einen exzentrischen Bau annahmen, als sie von der vertikalen in die horizontale Lage übergeführt wurden. Durch gewaltsame Krümmung konnten Wiesner,⁷) Cieslar und

---

¹) Hartig, Holzuntersuchungen, Altes u. Neues. 1901. p. 51.

²) Hartig, l. c. p. 50.

³) Daß die geotropische Aufkrümmung von Krautstengeln unter Beibehaltung des radiären Baues erfolgen kann (vergl. z. B. Bücher, p. 284), spricht nicht gegen die Bedeutung der Längsspannungen, denn dieselben Sprosse werden bei gewaltsamer Verhinderung der Aufkrümmung — also bei Steigerung der Längsspannungen — deutlich exzentrisch. Auch hat Meischke (Jahrb. f. wiss. Bot. 1899. p. 362) gezeigt, daß die Hubfähigkeit in gewissen Fällen bei Keimpflanzen von *Phaseolus multiflorus* das 28fache, bei *Helianthus* das 30fache der normalen Anforderung betragen kann.

⁴) Vgl. Ricome, Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. des scienc. nat. Sér. VIII. T. VII. 1898. p. 293.)

⁵) Elfving, Zur Kenntnis der Krümmungserscheinungen der Pflanzen. (Öfversigt af Finska Vetenskaps-Societetens Förhandlingar. XXX. 1887—1888. p. 101.)

⁶) Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. p. 501.)

⁷) Wiesner, Experimenteller Nachweis paratonischer Trophieen beim Dickenwachstum des Holzes der Fichte. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XIV. 1896. p. 180.)

andere[1]) an verholzten Stämmchen und Ästen, Wortmann[2]) und später besonders Bücher[3]) an Krautpflanzen, Elfving sogar an Pilzhyphen, Exzentrizität erzeugen. Durch gewaltsame Verhinderung heliotropischer und hauptsächlich geotropischer Krümmungen wurde vornehmlich von Bücher ähnliches erreicht. Übrigens hatte schon Vöchting[4]) gefunden, daß Blütenstiele von *Papaver* bei Verhinderung der normalen Wachstumsbewegung sich wulstförmig verdickten.

Häufig gelingt es, diese Beziehungen nicht nur qualitativ, sondern bis zu einem gewissen Grade auch quantitativ zu verfolgen. So pflegt in schwachen einjährigen Ästen die Exzentrizität vielfach zu fehlen, während sie in späteren Jahren, dem vermehrten Eigengewicht entsprechend, deutlich zu beobachten ist.[5]) In älteren Ästen wächst die Exzentrizität von der Spitze gegen die Basis hin[6]) und in der gleichen Richtung nimmt auch das statische Moment zu. Endlich gewahrt man sowohl an Krümmungsstellen von Wurzeln, Stämmen und Ästen, wie auch bei gewaltsamer Verhinderung der Krümmung und bei gewaltsamer Krümmung von Krautstengeln ein allmähliches Ausklingen der Exzentrizität von der mittleren Stelle stärkster Spannung nach beiden Seiten hin, wo die Spannungen immer schwächer werden und zuletzt verschwinden.

An Organen, welche in der einen oder anderen Weise auf kombinierte Zug-Druckspannung in Anspruch genommen werden, ist der Querschnitt meistens elliptisch und in der Weise orientiert, daß die große Achse der Ellipse in die Krümmungsebene oder die Ebene der Längsspannungen fällt.

Die große Verbreitung und Regelmäßigkeit in dem gleichzeitigen Vorkommen von Exzentrizität und Längsspannung und besonders die später zu erwähnenden Klinostatenversuche sprechen gegen die Annahme, daß es sich hier nur um ein zufälliges Zusammentreffen handle. Wir müssen daher die Längsspannungen selbst oder aber Faktoren, welche sie regelmäßig begleiten, als die Ursachen der erwähnten Fälle von exzentrischem Wachstum auffassen. Um einen besseren Einblick in die bewirkenden Ursachen bekommen zu können, wollen wir die Erscheinung genauer analysieren.

2. Die Beziehungen zwischen den kombinierten Zug-Druckspannungen und dem Sinn der Exzentrizität.

Die Krümmungsstellen der Wurzeln zeigten mit großer Regelmäßigkeit eine Förderung der Druckseite und eine Hemmung der

---

[1]) Vgl. auch Karzel, Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz u. Rinde bei *Tilia sp.* u. *Aesculus Hippocastanum.* (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. zu Wien. Abt. 1. Bd. CXV. 1906.)

[2]) Wortmann, Zur Kenntnis der Reizbewegungen. (Bot. Ztg. Jahrg. 45. 1887. Sp. 824.)

[3]) Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung u. geotropischer Induktion. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XLIII. 1906. p. 271.)

[4]) Vöchting, Die Bewegungen der Blüten u. Früchte. Bonn 1882.

[5]) Vgl. Lämmermayr, Beiträge zur Kenntnis der Heterotrophie von Holz u. Rinde. (Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien. Abt. I. Bd. CX. 1901. p. 12 des Separatabdr.)

[6]) Vgl. Schwarz, Dickenwachstum u. Holzqualität von *Pinus silvestris.* p. 163.

Zugseite. Die Längsspannungen wurden hier nur durch das Dickenwachstum hervorgerufen Wie sich Stämme und Äste verhalten, deren Krümmungen in horizontaler Ebene liegen, so daß Zug-Druckspannungen entstehen, die ebenfalls nur auf dem Dickenwachstum beruhen, ist nicht hinreichend bekannt. Bajonettartig verbogene Stämme und Äste wachsen jeweils auf der konkaven Seite stärker in die Dicke, auf welcher als Folge des Dickenwachstums ein Längsdruck entsteht. Dies ist auch dann der Fall, wenn die Krümmungsebene vertikal und der Stamm oder Ast schief steht, so daß die eine Konkavität nach oben gekehrt ist und durch das Eigengewicht des Organs auf Zug in Anspruch genommen wird. Ein ähnliches Verhalten findet man oft bei schlangenartig mehrfach hin- und hergekrümmten Stämmen und Ästen. Steht hierbei der verkrümmte Stamm vertikal, so können die konkaven Seiten sowohl durch das Dickenwachstum wie auch durch das Eigengewicht des Stammes auf Längsdruck beansprucht werden, während bei einem ähnlich verkrümmten aber horizontalen Ast mit vertikaler Krümmungsebene, die nach oben gerichteten Konkavitäten durch das Dickenwachstum auf Druck, durch das Eigengewicht aber auf Zug beansprucht werden. An Hängen stehende Stämme, die in ihrem oberen Teil gerade sind und nur an der Basis eine einfache Krümmung aufweisen, werden bei *Picea* auf der konkaven Seite im Dickenwachstum gehemmt, bei *Fagus* aber gefördert. Wir haben hier das gleiche Verhalten wie bei horizontalen, geraden Ästen, die bei den Koniferen hyponastisch, bei vielen Laubhölzern aber epinastisch sind. Die Hyponastie ist besonders bei solchen Koniferenästen auffällig, die um 180° gedreht werden und von diesem Moment an das Dickenwachstum auf der früheren Oberseite steigern.[1] Wird ein vertikales Stämmchen rechtwinklig gekrümmt, so daß die obere Partie in eine horizontale Ebene zu liegen kommt, so zeigen Fichte[2] und *Pinus austriaca*[3] die konkave, *Aesculus*[4] und *Tilia*[5] aber die konvexe Seite gefördert.

An plagiotropen Fruchtstielen[6] ist meistens die Unterseite, also die Druckseite stärker entwickelt als die Ober- = Zugseite und die vorhandene Exzentrizität wird noch gesteigert, wenn man die Längsspannungen durch Anhängen von Gewichten verstärkt. Bringt man orthotrope Fruchtstiele durch angehängte Gewichte in eine wagerechte Stellung, so fördern sie nach Ricome die Unterseite, d. h. die Druckseite. Auch Keller[7] fand Ähnliches, bemerkt aber, daß die Größenunterschiede zwischen Ober- und Unterseite am stärksten in der Mitte der Krümmung ausgeprägt sind. Durch gewaltsame Krümmung von Krautstengeln erhielt Bücher[8] auch auf dem Klinostaten eine Förderung der Konkavseite, also wiederum der Druckseite. Vöchting1) beobachtete an horizontal gelegten hypertrophischen Wirsingsprossen, die ihr Längenwachstum vollendet hatten, keinerlei Bevorzugungen im Wachstum der Ober- oder Unterseite, während nach entsprechender Belastung Unterseite und Oberseite etwas gefördert wurden; doch sind hier die Ausschläge nur gering. Endlich erwies sich bei gewaltsamer Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung, sowohl in Grasknoten,2) wie in Krautstengeln ohne sekundäres Holz die Druckseite gefördert. Merkwürdigerweise zeigte ein derartig behandelter Sproß nach Bücher3)

---

[1] Vgl. z. B. die Abbildung in Hartig l. c. p. 58.

[2] Wiesner l. c.

[3] Bücher l. c. p. 301.

[4] Karzel l. c.

[5] Bücher l. c. p. 302.

[6] Ricome l. c.

[7] Keller, Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. Inaug.-Diss. Kiel 1904.

[8] Bücher l. c. p. 279.

	Radius auf der Druckseite	Radius auf der Zugseite
1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) Laubhölzer	gefördert	gehemmt
2. Bajonettartig gekrümmte Stämme und Äste		
a) Koniferen	Konkavseite geförd.	Konvexseite gehemmt
b) Laubhölzer	Konkavseite geförd.	Konvexseite gehemmt
3. Stämme mit einfacher Aufwärtskrümmung		
a) Koniferen	Konvexseite geförd.	Konkavseite gehemmt
b) *Fagus*	Konvexs. gehemmt	Konkavseite gefördert
4. Gerade, horizontale Äste		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) viele Laubhölzer	gehemmt	gefördert
5. Gewaltsam gekrümmte Stämmchen mit sekundärem Holz		
a) Koniferen	gefördert	gehemmt
b) *Aesculus Tilia*	gehemmt	gefördert
6. Plagiotrope Fruchtstiele	gefördert	gehemmt
7. Gewaltsam gekrümmte Fruchtstiele	gefördert	gehemmt
8. Gewaltsam gekrümmte Krautstengel	gefördert	gehemmt
9. Auf Biegung beanspruchte hypertrophische Wirsingsprosse	gefördert	gefördert
10. Gewaltsame Verhinderung der geotropischen Krümmung		
a) Grasknoten u. Krautstengel	gefördert	gehemmt
b) *Abutilon* ohne sekundäres Holz	gefördert	gehemmt
c) *Abutilon* mit sekundärem Holz	(gehemmt)	(gefördert)

---

1) Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. 1908. p. 277.

2) Vgl. z. B. Noll, Beitrag zur Kenntnis der physikalischen Vorgänge, welche den Reizkrümmungen zu Grunde liegen. (Arb. d. bot. Inst. Würzburg. Bd. III. p. 496.)

3) Bücher l. c. p. 278.

ein diametral entgegengesetztes Verhalten, je nachdem sekundäres Holz fehlte oder vorhanden war. *Abutilon Darwinii* ohne sekundäres Holz förderte bei horizontaler Zwangslage die Unterseite, mit sekundärem Holz aber die Oberseite. Stellen wir, um leichter eine Übersicht zu bekommen, diese Resultate zusammen, so erhalten wir die vorstehende Tabelle.

Sie zeigt deutlich, daß auf der Druckseite der Zuwachs wohl sehr oft, aber durchaus nicht immer gefördert wird. Es ist in Erwägung zu ziehen, ob nicht vielleicht die Pflanze auf einen Längsdruck, wie er durch das Dickenwachstum der Konkavseite entsteht, anders reagiert als auf einen durch biegende Kräfte, wie Eigengewicht oder Wind hervorgerufenen Längsdruck. Auch ist im ersten Fall die Spannung auf eine relativ kleine Strecke lokalisiert, während sie bei der Biegung die ganze Länge des Organs in Anspruch nimmt. Allein unsere Tabelle zeigt in dieser Hinsicht gar keinen Zusammenhang. Daß hier etwas anderes den Ausschlag geben muß, folgt am deutlichsten aus dem abweichenden Verhalten verschiedener Pflanzen bei genau derselben Beanspruchung. So sind horizontale Koniferenäste oder Koniferenstämme mit einfacher basaler Aufwärtskrümmung hyponastisch, viele Laubholzäste und Stämme aber unter den gleichen Bedingungen epinastisch. Dies legt die Frage nahe, ob nicht infolge vererbter spezifischer Eigenschaften der betreffenden Protoplasten die Koniferen auf denselben Reiz in dem einen, gewisse Laubhölzer in dem andren Sinne reagieren. Derartige Verschiedenheiten treten uns ja bei Reizerscheinungen überall entgegen und kommen selbst an verschiedenen Organen derselben Pflanze vor, wie das z. B. aus dem Verhalten der Sprosse und Wurzeln zu Licht und Schwerkraft hervorgeht. Aber auch diese Annahme steht mit den Tatsachen nicht im Einklang; denn die erwähnten Laubhölzer und Koniferen, die in den besprochenen Fällen entgegengesetzt reagieren, fördern an Krümmungsstellen der Wurzeln regelmäßig die Druckseite. Noch unverständlicher erscheint auf den ersten Blick das Verhalten von *Abutilon,* das vor der Holzbildung die Unterseite, nach der Holzbildung die Oberseite stärker in die Dicke wachsen ließ. Allein hier ist vielleicht vor und nach der Holzbildung auch der Reiz ein anderer gewesen; denn daß der verholzte Stengel ähnlich wie der Krautsproß geotropisch sich aufrichten kann und daher Längsspannungen zu entwickeln vermag, ist nicht unmöglich, aber auch nicht besonders wahrscheinlich. Eine Krümmungsfähigkeit darf verholzten Achsen gewiß nicht abgesprochen werden, bedarf aber doch bei Pflanzen, die hierauf noch nicht näher untersucht wurden, einer speziellen Prüfung. Diese ist im vorliegenden Falle um so notwendiger, da — wie wir später sehen werden — ein exzentrischer Bau höchstwahrscheinlich auch ohne die Mitwirkung von Längsspannungen zustande kommen kann. Aus den Angaben Vöchtings müssen wir endlich schließen, daß nicht nur die Zug- oder die Druckseite, sondern Zug- und Druckseite gleichzeitig gefördert werden können. Wir hätten hier Fälle von Diplonastie, die ja schon von Carl Schimper beschrieben worden sind.

Das exzentrische Wachstum hat aber nicht nur eine verschiedene Ausbildung der Radien, sondern oft auch bedeutende anatomische Differenzen im Gefolge.

3. Die Beziehungen zwischen den kombinierten Zug-Druckspannungen und der anatomischen Verschiedenheit der antagonistischen Seiten.

Anatomische Differenzen, deren Vorhandensein schon makroskopisch erkennnbar ist, finden wir im Rot- und Weißholz der Koniferen. Es wurde das Rotholz von Mer[1]) bei Tanne und Fichte, von Konontschuk[2]) bei Fichte und Kiefer erwähnt und von Lämmermayr[3]) bei geneigten Koniferensprossen von 36 verschiedenen Arten auf der Unterseite gefunden. Lämmermayr machte auch darauf aufmerksam, daß die Färbung oft täuschen kann und daß daher in zweifelhaften Fällen die makroskopische Prüfung mit der anatomischen Untersuchung zu verbinden ist. Genauere Untersuchungen wurden außerdem besonders von Cieslar[4]) und Hartig[5]) an der Fichte und von Schwarz[6]) an der Kiefer angestellt. „In allen Fällen waren", nach Lämmermayr, „die Tracheiden des Rotholzes durch Dickwandigkeit und enges Lumen, sowie Abrundung ihrer Zellmembranen ausgezeichnet; ebenso war eine durch letzteren Umstand bedingte reichliche Interzellularenbildung vorhanden. Auch die von Cieslar an der Fichte hervorgehobene Spiralstreifung der Tracheiden in allen Teilen des Jahrringes war in den allermeisten Fällen deutlich vorhanden." Nach Hartigs Untersuchungen an der Fichte fehlt dem Rotholz im Gegensatz zum Weißholz eine tertiäre Wandung, auch sind die Tracheiden im Rotholz kürzer als im Zugholz. „Je schneller der Umfang[7]) sich vergrößert, umso häufiger müssen die Initialen des Kambiumringes durch Querteilung sich vermehren, umso kürzer ist die Zeit, welche jede Initiale sich zu strecken Gelegenheit hat, bevor eine erneute Querteilung eintritt. Das Rotholz, dessen Ausbildung immer[8]) mit erhöhter Ringbreite verbunden ist, zeigt deshalb auch kürzere Tracheiden, als das Holz desselben Jahresringes auf der entgegengesetzten Seite." Die Wanddicke des Weißholzes ist nach Hartig nicht geringer als die des Rotholzes; die Sekundärwand läßt meist keine Streifung erkennen; als auffallendstes Merkmal bezeichnet er die kräftige Ausbildung einer Tertiärwand, die im Festigungsgewebe des Jahrrings stark gefaltet ist. Die Ursache der Rotholzbildung sieht Hartig[1]) in dem „Längsdruck auf die Organe des Kambiums“ und die übereinstimmende Ansicht von Schwarz[2]) geht schon daraus hervor, daß er das Rotholz geradezu als „Druckholz“ bezeichnet. Das Holz auf der Oberseite der Fichtenäste nennt Hartig[3]) „Zugholz“. Es entsteht nach seinen Angaben auch an nicht allzu dicken Stämmen da, wo infolge von Krümmungen und Schiefstellungen des Baumes ein Zug ausgeübt wird, dagegen bildet es sich nicht, wenn ein Stamm direkt dem Boden aufliegt, so daß die Oberseite keiner Streckung unterliegen kann.

---

[1]) Mer, De la formation du bois rouge dans le Sapin et l'Epicéa. (Compt. rend. 1887. p. 376.)

[2]) Konontschuk, Über örtliche und einseitige Festigkeit des Holzes. (Jahrb. d. Petersb. Forstinst. II. 1888. cit. nach Sonntag, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1903. p. 71.)

[3]) Lämmermayr, l. c. p. 8.

[4]) Cieslar, Das Rotholz der Fichte. (Centralbl. f. d. gesamte Forstwesen. 1896. p. 149.)

[5]) Hartig, Das Rotholz der Fichte. (Forstl.-naturw. Zeitschr. V. 1896.) — Hartig, Holzuntersuchungen. 1901. p. 47 ff. u. 60 ff.

[6]) Schwarz, l. c.

[7]) Hartig, l. c. p. 62.

[8]) Auf p. 60 schreibt derselbe Autor „fast ausnahmslos", was dem wirklichen Sachverhalt besser entspricht. (Vgl. auch die Arbeit Hartigs über das Rotholz der Fichte in Forstl. naturw. Zeitschr. 1896. Jahrg. V. p. 96.)

Kehren wir nun wieder zum Rotholz zurück, über das die meisten Untersuchungen vorliegen und über dessen Entstehungsursachen sich daher am ehesten diskutieren läßt. Hartig fand Rotholz einmal auf der Druckseite von Fichtenästen, schiefgestellten Stämmen und Verkrümmungen. Fichtenäste, die ständigem Westwind ausgesetzt waren, hatten das Rotholz auf die Ostseite verlegt.[4]) Ein Fichtenast, der 4 Jahre lang durch den Wind von unten nach oben gebogen worden war, hatte während dieser Zeit auf der Oberseite Rotholz gebildet, während vorher und nachher die Unterseite das Rotholz enthielt.[5]) Weitere Beispiele für Rotholzbildung auf der morphologischen Oberseite gibt Hartig in Fig. 34 und 35, doch fällt auch hier die betreffende Stelle jeweils mit der Druckseite zusammen. An vertikalen Stämmchen, deren Gipfel gewaltsam in die horizontale Lage umgebogen war, fand Hartig[6]) bei der Fichte und Bücher[7]) bei *Pinus austriaca* auf der konkaven und Unterseite Rotholz.

In allen diesen Beispielen fällt die Rotholzseite mit der Druckseite zusammen und der Schluß, die Rotholzbildung sei die direkte Folge des Längsdruckes, ist daher wohl verständlich. Die Angabe von Konontschuk,[8]) daß den Wurzeln Rotholz fehle, scheint diese Auffassung noch zu stützen.

Nun ist aber die Behauptung, daß den Wurzeln Rotholz fehlt, in dieser allgemeinen Form bestimmt unrichtig. Schon Lämmermayr[9]) erwähnt, daß er in der Holzsammlung des pflanzenphysiologischen Institutes an einer Wurzel von *Pinus Pumilio* und an einer solchen von *Juniperus communis* Rotholz gefunden habe. Als dritter Fall nennt er Rotholzbildung an der Unterseite einer ca. 16jährigen Wurzel von *Pinus nigricans,* an einer Stelle, die 1,5 m von der Insertion entfernt war, nahezu horizontal verlief und vollkommen freilag. Kny[10]) gibt an, daß an freigelegten Wurzelstücken von *Pinus silvestris* häufig Rotholz auftritt. Ich selbst konnte an Wurzeln von *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* deutliche Rotholzbildung nachweisen. Meine Beobachtungen sind jedoch noch nicht ausreichend, um die Bedingungen der Rotholzbildung an Wurzeln erkennen zu lassen.

---

[1]) l. c. p. 46.

[2]) Schwarz, l. c. p. 237.

[3]) l. c. p. 59.

[4]) l. c. p. 77.

[5]) Hartig, l. c. p. 79.

[6]) l. c. p. 64.

[7]) Bücher, l. c. p. 301.

[8]) l. c.

[9]) Lämmermayr, l. c. p. 21 u. 22.

[10]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Bd. XXVI. 1907.)

Daß die Auffassung des Rotholzes als Druckholz nicht allgemein richtig sein kann, geht daraus hervor, daß Rotholz bei fehlendem Längsdruck vorhanden sein und bei starkem Längsdruck fehlen kann. So erwähnt Hartig[1]) horizontal gelegte Fichten, deren Gipfel nach oben emporgehoben und befestigt wurde, so daß ein Druck nach unten durch das Gewicht des Fichtengipfels völlig ausgeschlossen war; trotzdem entstand in jedem Falle kräftige Rotholzbildung auf der Unterseite des Fichtenstämmchens. Untersuchungen im Walde an Stämmen, die dem Boden dicht auflagen, ergaben, nach demselben Autor, daß auf der Unterseite des ganzen Stammes Rotholz erzeugt worden war Anderseits habe ich an aufrechten Stämmen im oberen Astwinkel weder bei *Pinus* noch bei *Picea* Rotholz gefunden; Piceaäste, die in horizontaler Ebene verzweigt waren, besaßen Rotholz nur auf der Unterseite, nicht aber in den Astwinkeln. Ganz ähnlich zeigten stark epinastische Bretterwurzeln und scharf aufwärts gekrümmte Wurzeln von *Picea* auf der Oberseite kein Rotholz, und doch waren die betreffenden Tracheiden in allen diesen Fällen einem starken Längsdruck ausgesetzt. Dagegen ist der Einwand von Lämmermayr[2]) nicht stichhaltig, da die von ihm erwähnten Wurzeln nur einem Radialdruck ausgesetzt waren, dem meines Wissens noch niemand eine Bedeutung für die Rotholzbildung zugeschrieben hat.

Daß endlich bei den Koniferen Rotholzbildung und Förderung des Dickenwachstums durchaus nicht vereinigt zu sein brauchen, zeigen am schönsten die stark epinastischen und trotzdem rotholzfreien Bretterwurzeln; auch an zahlreichen Wurzelkrümmungen, sowie an geraden, horizontalen Wurzelstücken war starke Exzentrizität bei fehlendem Rotholz nachzuweisen.

An verholzten Dikotylenachsen liegen die anatomischen Verhältnisse weniger einfach als bei den Koniferen, und die exakte Untersuchung der antagonistischen Seiten ist erst in wenigen Fällen begonnen und auch da nicht systematisch durchgeführt worden.[3]) Eine Diskussion dieses dürftigen Materials kann daher unterbleiben.

Dagegen müssen wir die Messungen von Baranetzky erwähnen, der die Längen der Holzelemente auf der Ober- und Unterseite der Äste verschiedener Bäume bestimmt hat. Bei *Pinus Strobus* fand er die Tracheiden auf der Oberseite länger als auf der Unterseite, die Längendifferenzen zwischen Ober- und Unterseite waren am größten an der Astbasis und nahmen gegen die Spitze allmählich ab. Es konnte dies, wie leicht ersichtlich, zu der von Baranetzky vertretenen Ansicht führen, „daß das stärkere Längenwachstum der Holzelemente an der oberen Seite der geneigten Äste durch die Einwirkung der mechanischen Dehnung bedingt wird“. In anderen Fällen allerdings war das Verhalten weniger regelmäßig, obschon stets Mittelwerte aus meist mehreren Hundert Messungen zur Verwendung kamen. Bei *Pinus silvestris* z. B. besaß in der Nähe der Astspitze die Unterseite längere Tracheiden, in den basalen Partien aber die Oberseite; bald waren die Elemente des Frühholzes länger als die des Spätholzes, bald umgekehrt. Ein unregelmäßiges Verhalten zeigten auch Lärche und Fichte. Bei den untersuchten Laubhölzern *(Aesculus, Tilia, Ulmus)* waren in der Regel im ersten Jahresring die Holzelemente (Gefäßglieder und Fasern) an der Unterseite des Astes länger als an der Oberseite; in den späteren Jahren waren umgekehrt die Elemente der Oberseite länger, und zwar desto mehr, je näher sie an der Peripherie des Holzzylinders lagen. Diese Regel erleidet jedoch vielfache Ausnahmen. Zur Stütze seiner Ansicht führte Baranetzky ferner verschiedene Versuche aus, die aber nur zum Teil günstig ausfielen, auch erwähnt er die Resultate von Scholtz und Hegler, nach welchen selbst eine schwache aber langandauernde Dehnung imstande ist, das Wachstum zu beschleunigen.

---

[1]) l. c. p. 75, 76.

[2]) l. c. p. 22.

[3]) Bezüglich der Tatsachen vergleiche man Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers. 1882; Lämmermayr, l. c. 1901; Metzger, Über das Konstruktionsprinzip des sekundären Holzkörpers, Naturw. Zeitschr. f. Forst- u. Landwirtschaft, 1908; Baranetzky, Über die Ursachen, welche die Richtung der Äste der Baum- und Straucharten bedingen. Flora 1901.

Vergleichende Längenmessungen hat ferner Hartig ausgeführt; er fand die Tracheiden im Rotholz kürzer als im Zugholz.

Über krautige Organe finden wir Angaben bei Ricome und Keller, welche Fruchtteile untersuchten und besonders bei Bücher. Fruchtstiele, die durch Hinzufügen eines Supplementgewichtes beansprucht wurden, zeigten auf der Ober- = Zugseite eine Verkleinerung der Epidermis- und Rindenzellen und eine Verdickung der Kollenchymwände. Auf der Unter- = Druckseite waren umgekehrt die Zellumina bis über doppelt so groß und das Kollenchym dünnwandig. Entsprechend fand Bücher an jungen Sprossen verschiedene Pflanzen, sowohl bei gewaltsamer Verhinderung der geotropischen Aufkrümmung, wie auch bei Klinostatenversuchen mit gewaltsamer rechtwinkliger Sproßkrümmung, jeweils auf der Zugseite die Lumina kleiner und die Wände im Bast, Kollenchym und Holz stärker verdickt, während die Druckseite das entgegengesetzte Verhalten zeigte. Derartige Wirkungen der Zwangslage sind übrigens schon lange aus der Arbeit Wortmanns bekannt. Die Befunde Büchers, wonach bei Zwangslage die anatomischen Gegensätze wieder geringer werden, wenn der Versuch länger dauert, hängen vielleicht mit einer entsprechenden Reduktion der Längsspannungen zusammen. Auch das Verhalten von *Abutilon Darwinii*, das vor der sekundären Holzbildung auch in anatomischer Hinsicht sich umgekehrt verhält wie nachher, beruht möglicherweise auf derselben Ursache.

Da nach dem Befunde von Bücher bei antagonistischem Zusammenwirken von gewaltsamer Krümmung und Zwangslage der Erfolg bei verschiedenen Pflanzen verschieden ist, so sollte untersucht werden, ob sich die Verschiedenheiten nicht auf entsprechende Unterschiede in den inneren Spannungen zurückführen lassen. Meischke hat ja gezeigt, daß Grasknoten das 4fache, *Phaseolus* das 28fache, *Helianthus* sogar das 30fache der normalen Inanspruchnahme bei der geotropischen Aufkrümmung zu leisten vermögen, und daher dürfen wir erwarten, daß das Verhältnis der Spannungen, die durch gewaltsame Krümmung und Zwangslage entstehen, mit der Stärke der Krümmung und der Pflanzenspezies wechselt.

Wenn auch in den von Bücher beobachteten Fällen bei einfacher geotropischer Aufkrümmung von krautigen Sprossen der radiäre Bau beibehalten wurde, so zeigen doch schon die Untersuchungen von Noll[1]), daß dem durchaus nicht immer so sein muß. Er gibt Abbildungen der obern und untern Epidermis eines geotropisch gekrümmten Grasknotens und *Vicia faba*-Internodiums, aus denen zu ersehen ist, daß die Wände der konvexen Unterseite etwas dünner sind, während nach Noll die Wanddicke der konkaven Seite nicht verändert wurde. Eine Verdickung der konkaven Seite bei scharfer Krümmung wurde an *Phycomyces*,[2]) *Bryopsis* und *Derbesien*[3]) beobachtet.

Aus den vorliegenden Untersuchungen an nicht verholzten Sprossen ergibt sich das Resultat, daß da, wo eine deutliche Reaktion eintritt, auf der Zugseite die Zellumina kleiner und die Wände dicker werden, während die Druckseite weitere Lumina und dünnere Wände erhält.

Nachdem wir bis jetzt die kombinierten Zug-Druckspannungen besprochen haben, wollen wir im Folgenden die Wirkung der reinen Zugspannungen und Druckspannungen zusammenfassen.

4. Die Bedeutung reiner Druckspannungen.

Die Autoren, welche für Rot- und Weißholz die Bezeichnungen Druck- und Zugholz einführten, waren der Ansicht, daß diese Gewebe dem Längsdruck bezw. Längszug ihre Entstehung verdanken. Nun sind mir zwar keine Versuche bekannt, in denen verholzte Achsen nur auf Längsdruck beansprucht wurden, aber es gibt am Baum Stellen, an denen ein Längsdruck herrscht, ohne daß auf der antagonistischen Seite ein Längszug vorhanden wäre. Solche Stellen sind die Oberseite des Astansatzes und besonders die Oberseite der Bretterwurzeln. In beiden Fällen findet eine Zuwachssteigerung statt, dagegen wird, soweit meine Beobachtungen an Astwinkeln und Bretterwurzeln reichen, kein Rotholz gebildet.[4])

Einen starken Längsdruck müssen ferner die unteren Stammpartien erfahren durch das Gewicht der darüber befindlichen Baumteile. Die Zellen des Kambiummantels sind einem um so größeren

---

[1]) Noll, l. c. p. 526.

[2]) Elfving, l. c.

[3]) Noll, l. c. p. 501.

[4]) Hartig, Holzuntersuchungen, p. 52, spricht von Rotholzbildnng in den Astwinkeln, worunter aber offenbar, wie auch besonders aus seiner Arbeit über das Rotholz hervorgeht, nur die unteren Astwinkel zu verstehen sind.

Längsdruck ausgesetzt, je mehr sie der Stammbasis genähert sind, und deshalb müßte man, da an schiefen Ästen Rotholzbildung und Jahresringverbreiterung Hand in Hand gehen, eine entsprechende Veränderung der Kambiumtätigkeit in quantitativer und qualitativer Hinsicht erwarten. Aus den Untersuchungen von Schwarz[1]) ist jedoch zu ersehen, daß Flächenzuwachs und Jahresringbreite der Kiefer in keinen Beziehungen zu der Größe der Belastung stehen, so daß die Verteilung des Dickenwachstums nicht durch das Eigengewicht des Stammes bedingt sein kann. Allerdings darf man nicht vergessen, daß der Stamm nicht nur auf biegungsfreie Belastung, sondern auch auf Biegung in Anspruch genommen wird und daher natürlich auch biegungsfest gebaut sein muß. Bis zu einem gewissen Grade entspricht die Abnahme des Spätholzprozentes von unten nach oben der Verminderung der Belastung. Die Spätholzflächen dagegen zeigen diese Übereinstimmung nicht. Es wird demnach durch die Belastung nur das Verhältnis zwischen Frühholz und Spätholz innerhalb der Grenzen verändert, welche durch das Dickenwachstum gegeben sind, die Verteilung des Dickenwachstums ist aber dadurch gegeben, daß der Baum die Form eines Trägers gleichen Widerstandes beibehält.[2])

Nach Angaben von Bücher[3]) gelang es ihm, bei 2 Hypokotylen von *Ricinus communis* durch zweckmäßiges Eingipsen zu erreichen, daß der Längsdruck genau vertikal, d. h. in der Längsrichtung des Hypokotyls einwirkte. Nach 3 Wochen hatte eine starke Anschwellung stattgefunden, das Rindengewebe begann zu wachsen, die Zellen wurden bedeutend größer, dagegen ließen sich Verdickungen der Bastzellen kaum konstatieren, Kollenchym fehlte, auch die kambiale Tätigkeit war gering und die Verholzung in den Gefäßbündeln sehr viel schwächer. Hibbard[4]) fand bei Stengeln von *Fuchsia, Vinca* und *Helianthus* eine schwache Förderung des mechanischen Gewebes „yet the evidence cannot be called conclusive.“ *Coleus* zeigte bei gleicher Behandlung keine Veränderung.

Vöchting[5]) gibt an, daß bei Versuchen mit normalen und hypertrophischen Pflanzen von *Helianthus annuus* eine 10—15fache Steigerung des Längsdruckes durch künstliche Belastung den Durchmesser des Stengels nicht vergrößert und seine mechanischen Elemente nicht verstärkt. Als Vöchting aber auf die junge Pflanze einen hohen Druck ausübte, so hatte dies erstens eine Verdickung der Achse und zweitens eine Verstärkung der mechanischen Elemente des Holzkörpers zur Folge. „Hierbei handelt es sich jedoch höchstwahrscheinlich nicht um einen unmittelbaren Einfluß des Druckes auf die Bildung der mechanischen Zellen, sondern um eine durch den Druck verursachte Hemmung des Längenwachstums der Achse, die nun erst die Verstärkung der mechanischen

---

[1]) Schwarz, l. c. p. 195.

[2]) Schwarz, l. c. p. 314.

[3]) Bücher, l. c. p. 327.

[4]) Hibbard, The influence of tension on the formation of mechanical tissue in plants. (Bot. Gaz. Vol. XLIII. p. 376.)

[5]) Vöchting, l. c. p. 265.

Elemente zur Folge hatte. Auch hört dieser Einfluß nach unseren vorhin mitgeteilten Ergebnissen offenbar bald auf. Auch ein beträchtlich stärkerer Druck wird wirkungslos, sobald der Stamm seine mittlere normale Stärke erreicht hat.“[1]) Ob es sich hier wirklich um reine Druckwirkung gehandelt hat, scheint mir doch nicht ganz sicher zu sein, da Vöchting selbst angibt, daß bei einer vorläufigen Belastung, die dann allerdings verringert wurde, eine Sförmige Biegung entstanden war und daß der früher kreisförmige Querschnitt eine elliptische Gestalt angenommen hatte. Eine Veränderung der mechanischen Zellen war nicht zu beobachten bei Belastungsversuchen mit Phyllokaktussprossen, etiolierten Kartoffelsprossen, Knollen von Kartoffel und *Oxalis crassicaulis*, normalen und hypertrophischen Wirsingstämmen.

Einen positiven Erfolg vermutet Vöchting[2]) in einigen Experimenten, die er im Zusammenhang mit später zu besprechenden Zugversuchen ausgeführt hat. Er fand, daß in den Knollen der *Oxalis*, der Kartoffel und der *Dahlia*, sowie in den hypertrophischen Unterlagen des Wirsings und des *Phyllocactus* nach Einfügung von Pfropfreisern mechanisches Gewebe entstand und meint, daß dieses Resultat vielleicht auf den Druck zurückgeführt werden kann, den die sich entwickelnden scheitelständigen Triebe oder Reiser auf die sie tragenden unteren Teile ausüben, „einen Druck, der nun korrelativ wirkte, d. h. gänzlich verschieden von dem, welchen er als fremde, den Objekten angehängte oder aufgesetzte Last verursacht.“ Im übrigen wolle man die Besprechung der Zugversuche vergleichen. An dieser Stelle ist nur noch die weitere Vermutung Vöchtings zu erwähnen, daß sich von hier vielleicht ein Weg eröffne, die Proportionalität zwischen dem Dickenwachstum des Holzkörpers der Bäume und seinen mechanischen Leistungen als eine Folge des Eigengewichtes innerhalb der korrelativen Wechselbeziehungen im Organismus zu verstehen. Die Antwort ist in der erwähnten Arbeit von Schwarz enthalten sowie in den bekannten Abhandlungen von Schwendener und Metzger, die schon längst die Stämme und Äste der Koniferen als Träger gleichen Widerstandes gegen Biegung (nicht gegen Druck) erkannt haben.

Einige Beobachtungen an Wurzeln finden sich bei Pfeffer[3]), welcher die Wurzel in dieser Hinsicht mit einem wachsenden Kürbis vergleicht, der, wie den Chinesen seit lange bekannt ist, Flaschen und andere Formen gänzlich auszufüllen vermag. „Diese allseitige Ausfüllung wird dadurch gesichert, daß die Wurzel (und auch andere Pflanzenteile) nicht allein das normal angestrebte Wachsen, soweit es mechanisch möglich ist, ausführt, sondern daß mit der mechanischen Hemmung auch korrelative Wirkungen eintreten, als deren Erfolg sich in der wachsenden Region die Wachstumstätigkeit in einer jeden überhaupt möglichen Richtung in erhöhtem Grade geltend macht. Dieses dokumentiert sich sofort darin, daß bei Verwendung einer geeigneten Gipsform der Spitzenteil der Wurzel, bei Hemmung des Längenwachstums, durch Ausfüllung der Form in wenigen Tagen das doppelte derjenigen Dicke erreichen kann, welche er normalerweise angenommen haben würde." „Aber auch die subapikalen wachstumsfähigen Partien einer Wurzel wachsen gegen die keinen oder einen unzureichenden Widerstand bietenden Orte und zwar zunächst durch Wucherung des Rindenparenchyms. Demgemäß macht sich auch solches Wachsen in den Spalt hinein geltend, welchen ein Gipsverband nach genügendem Auseinanderweichen der Teile bietet, so daß also bei Messungen des Längsdruckes eine ringförmige Krause, bei Messungen des Querdruckes an den beiden opponierten Spaltlinien zweiflügelförmige Wucherungen gebildet werden."

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 267.

[2]) Vöchting, l. c. p. 295.

[3]) Pfeffer, Druck- und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen. 1893. p. 267.

Das Resultat dieser, allerdings noch zu wenig ausgedehnten Versuche läßt sich dahin zusammenfassen, daß sowohl an verholzten wie an nicht verholzten Stengeln und Wurzeln bei biegungsfreiem Druck oft, aber durchaus nicht immer eine Wachstumssteigerung zu beobachten ist. Würde diese Wachstumsförderung nach jenen Seiten erfolgen, die einen geringeren Widerstand bieten, so wäre dies verständlich und würde mit den bisherigen Erfahrungen[1]) übereinstimmen, tatsächlich findet aber an den Wurzel- und Stammkrümmungen die Förderung stets nach der konkaven Seite hin statt, also in einer Richtung, in welcher der Längsdruck nicht ab-, sondern ständig zunimmt.

Was die anatomischen Veränderungen betrifft, so konnte bei reiner Druckspannung keine Rotholzbildung festgestellt werden, wie denn überhaupt eine Förderung der mechanischen Zellen entweder sicher fehlt oder doch zweifelhaft erscheint. Ob die reine Druckspannung Veränderungen des Längsdurchmessers der Zellen zur Folge hat, scheint noch nicht untersucht zu sein.

5. Die Bedeutung reiner Zugspannungen.

Bekannt sind die überraschenden Erfolge, welche Hegler[2]) erzielt haben wollte, die sich aber bei der Nachprüfung durch Ball[3]) an den gleichen Versuchsobjekten als unrichtig erwiesen.

Ball vermochte durch allmähliche Steigerung der Zugwirkung weder eine Zunahme der Zerreißungsfestigkeit zu bewirken, noch Verdickungen im Gewebe hervorzurufen. Auch in den Versuchen Kellers mit Fruchtstielen traten weder bei Monokotylen noch bei Dikotylen durch Zug Veränderungen in der Gewebeausbildung ein. Zu diesem negativen Resultat bemerkt Keller, daß schon unter normalen Verhältnissen die mechanische Leistungsfähigkeit der

---

[1]) Pfeffer, l. c.

[2]) Steigerung der Zerreißungsfestigkeit durch sukzessiv anwachsende Belastung von 400 g auf $3^1/_2$ kg im Verlauf weniger Tage, wobei die vorhandenen mechanischen Zellen an Zahl und Wandstärke zunehmen, ja selbst an solchen Stellen sich bilden sollten, an denen sie normalerweise nicht auftraten.

[3]) Ball, Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 305.)

Fruchtstiele außerordentlich viel größer ist als notwendig, denn es konnte ohne Nachteil für die Fruchtstiele das normale Gewicht der Früchte um das 390—1800fache überschritten werden. „Erst größere Überschreitungen des normalen Fruchtgewichtes, z. B. bei *Uvularia* um das 3400fache, übten einen Einfluß und zwar einen schädigenden auf die Ausbildung des mechanischen Gewebes aus."

Zu dem gleichen Resultat gelangte Wiedersheim[1]), als er Zugkräfte auf die Zweige von Trauerbäumen einwirken ließ. Sowohl die Holzkörper wie die Bastbündel sahen in den belasteten und unbelasteten Zweigen vollständig gleich aus; irgend eine Verstärkung mechanisch wirksamer Elemente hatte nicht stattgefunden. Die einzige Ausnahme bildete *Corylus avellana*, wo die Belastung eine Verstärkung des Bastringes bewirkte, die auf einer Vermehrung der Bastzellen beruhte. Bezüglich der Reaktionslosigkeit der meisten untersuchten Triebe dem Zugreiz gegenüber bemerkt Wiedersheim[2]): „Vielleicht müssen wir annehmen, daß die Festigung der mechanischen Gewebe bei *Fagus, Fraxinus, Sorbus* an sich schon eine so außerordentliche Zunahme erfährt, daß die angewandten Belastungen die Reizschwelle, hinter welcher die Vermehrung und Verstärkung der mechanischen Elemente einsetzt, überhaupt nicht erreichten. Wenn wir bedenken, daß bei *Fagus* bei Beginn der Belastungsversuche die Zerreißungsgrenze bei etwa 300 g lag, bei *Sorbus* bei 380 g und bei *Fraxinus* bei 410 g, daß die Tragfähigkeit dieser Zweige im Laufe der Sommermonate aber über das etwa 200fache gestiegen war, so fehlt den angewandten Belastungsgrößen eine dem zunehmenden Tragvermögen proportionale Steigerung."

Als positives Ergebnis seiner Belastungsversuche stellte Wiedersheim eine Verkürzung der Holzzellen bei sämtlichen der Belastung unterworfenen Zweigen fest. Er führt das auf eine wachstumshemmende Wirkung der Belastung zurück.

Im Gegensatz zu diesen meist negativen Ergebnissen an Stammorganen gelangte Wildt[3]) zu dem Resultat, daß die Wurzeln auf Zug reagieren und sich völlig anders ausbilden als ohne Einwirkung der Zugkraft. Die Lage der normalen Elemente innerhalb des Zentralzylinders wird derart verändert, daß möglichst zugfeste Konstruktionen mit zentripetaler Tendenz entstehen. Ernährungswurzeln, die meist ein Mark und einen im Querschnitt unregelmäßig geformten Zentralzylinder zeigen, werden den Befestigungswurzeln ähnlich, welche kein Mark besitzen und einen im Querschnitt mehr oder weniger kreisrunden Zentralzylinder, in dessen Mitte die mechanischen Elemente zu einem geschlossenen, axilen Strang vereinigt sind. Durch genügend starke Zugkraft wird ferner der Eintritt des sekundären Dickenwachstums verhindert, dagegen ließ sich eine Neubildung mechanischer Elemente nicht beobachten, wie denn überhaupt weder die Wanddicke noch die Längs- oder Querdurchmesser der Zellen Unterschiede aufwiesen.

---

[1]) Wiedersheim, Über den Einfluß der Belastung auf die Ausbildung von Holz- und Bastkörpern bei Trauerbäumen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXVIII. p. 41.)

[2]) l. c. p. 67.

[3]) Wildt, Über die experimentelle Erzeugung von Festigungselementen in Wurzeln etc. Inaug.-Diss. Bonn 1906.

Hibbard¹) gibt an, daß Zug in Richtung der Längsachsen eine schwache Zunahme des mechanischen Gewebes in den Haupt- und Nebenwurzeln zur Folge habe, während bei Stengeln — mit Ausnahme von *Vinca maior* — ein Einfluß nicht zu bemerken war.

Schon früher hatte Richter²) für *Chara* gefunden, daß eine Anpassung an zunehmenden Zug stattfinde, allein dieses Resultat ist nicht ganz zuverlässig, weil Kontrollversuche mit unbelasteten Exemplaren von demselben Alter und derselben Größe fehlen. Mit zunehmendem Alter steigt ja die Zugfestigkeit auch ohne mechanische Inanspruchnahme, und eine allmählich gesteigerte Belastung wird auch unter sonst gleichen Umständen besser ertragen als eine plötzliche starke Zerrung.

Aus älteren Versuchen von Scholtz³) geht hervor, daß die Stengel junger Pflänzchen von *Linum usitatissimum* ohne Dehnung einen Durchmesser von 0,76 mm, mit Dehnung von 40 g einen Durchmesser von 0,72 mm besaßen. Bei *Helianthus annuus* war der Durchmesser ohne Dehnung 2,27 mm, mit Dehnung von 150 g 2,00 mm. Bei einem anderen Versuch betrugen die Durchmesser in beiden Fällen 2,00 mm. Bei *Tropaeolum* war der Durchmesser ohne Dehnung 2,35 mm, mit Dehnung von 60 g 2,04 mm. „Wenn man berücksichtigt, daß durch die großen Gewichte bei diesen Versuchen die Pflanzen eine nicht unbeträchtliche Dehnung erfahren, ihr Durchmesser also verringert wurde, so sprechen diese Zahlen wohl für eine absolute Steigerung des Dickenwachstums."

Zugversuche mit Stengeln hat ferner Vöchting ausgeführt, sie ergaben ein negatives Resultat. Vöchting⁴) bemerkt jedoch, daß auch die größten von ihm verwendeten Zug- und Druckkräfte beträchtlich hinter denen zurückblieben, die man ohne Schädigung der Pflanzen auf den entwickelten Stamm hätte einwirken lassen können. Er bezweifelt aber, daß eine entsprechende Steigerung der mechanischen Beanspruchung zu einem anderen Resultat geführt haben würde. Ganz anders fielen Versuche mit Kürbispflanzen aus, als er die Früchte, die für gewöhnlich dem Boden aufliegen, frei in der Luft sich entwickeln ließ, so daß die Fruchtstiele stets das Eigengewicht der Früchte zu tragen hatten. Es zeigte sich, daß alle mechanischen Elemente bedeutend verstärkt worden waren. Die Wandstärke der Bastzellen, Holzzellen, wie auch der Zellen des Grundgewebes hatte zugenommen; die Zahl der Holzzellen war gewachsen und um die konzentrischen Bündel waren feste Scheiden, teilweise aus echten Holzzellen gebildet worden. „Belastet man ein Organ mit einem ihm zugehörenden Teile des Körpers, den es unter gewöhnlichen Bedingungen nicht zu tragen hat, so tritt eine

---

¹) Hibbard, l. c.

²) Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. (Flora. Bd. 78. 1894. p. 418.)

³) Scholtz, Über den Einfluß von Dehnung auf das Längenwachstum der Pflanzen. (Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. IV. 1887. p. 350.)

⁴) Vöchting, l. c. p. 275.

Verstärkung seiner mechanischen Elemente ein. Vorausgesetzt scheint dabei zu sein erstens, daß das Organ seine ganze Entwicklung im belasteten Zustande durchläuft, zweitens daß die Last im Verhältnis zum tragenden Organ beträchtlich ist. — Sonach besteht eine Verschiedenheit zwischen einer Belastung durch fremdes Gewicht und einer gleichgroßen Belastung durch Eigengewicht. Diese bewirkt im Organ die Bildung der Verstärkung des mechanischen Gewebes, jene hat keinen oder nur geringen derartigen Einfluß und führt endlich zum Zerreißen oder Zerknicken des Organs. Auch hier handelt es sich wieder um korrelative Vorgänge.“[1]) Wenn nun auch die Möglichkeit einer verschiedenen Einwirkung von fremdem Gewicht und Eigengewicht nicht bestritten werden soll, so vermögen wir doch in den von Vöchting angeführten Tatsachen keinen Beweis für seine Schlußfolgerungen zu erblicken. Es fehlt der Nachweis, daß Kürbisfruchtstiele auf ein Fremdgewicht nicht reagieren; denn daß bei Kürbisfruchtstielen keine Reaktion erfolgt, kann aus den Versuchen Kellers mit Fruchtstielen anderer Pflanzen oder gar aus Experimenten mit Stengeln nicht mit Sicherheit geschlossen werden; wir wissen ja, daß die Wurzeln sich ganz anders verhalten als die Stengel und daß selbst die Stengel bei verschiedenen Pflanzen verschieden reagieren. Interessante Resultate erhielt Vöchting ferner, als er dem Scheitelende einer hypertrophischen Achse durch Pfropfen ein normales Reis einfügte. Die Versuche wurden mit *Phyllocactus* und *Wirsing* ausgeführt und zeigten, daß die Bildung normaler mechanischer Zellen wieder beginnt, sobald der pathologische Zustand durch Einpflanzung gesunder Reiser aufgehoben wird. Natürlich kann hier noch weniger als im vorigen Fall ohne eingehende Prüfung das Eigengewicht für den Reaktionserfolg verantwortlich gemacht werden, denn hier ist ja nicht nur die Belastung verändert, sondern es finden auch Verletzungen, Verwachsungen und gegenseitige Beeinflussungen von Reis und Unterlage statt, welche die Einsicht in die Kausalität der Erscheinungen noch mehr erschweren.[2])

Fragen wir uns zum Schlusse, warum wohl verschiedene Organe auf denselben Reiz so verschieden reagieren, so kann das einmal auf einer verschiedenen Empfindlichkeit beruhen. Schon de Bary[3]) erwähnt, daß innerhalb derselben Spezies bei Wurzeln die Abänderungen des Holzbaues erheblich größer sind als bei Stämmen, und auch Sachs hebt die bedeutende Reaktionsfähigkeit der Wurzeln auf äußere Einflüsse hervor. Dies hängt offenbar zusammen mit der relativ spät eintretenden Gewebedifferenzierung der Wurzeln; während nämlich in dem sich noch streckenden Internodium des Stengels die definitive Struktur in ihren Grundzügen zu erkennen ist, bildet sie sich in der Wurzel oft erst lange nach der Streckung aus. Die auffallendsten Beispiele für durch äußere Verhältnisse bedingte Abänderungen des anatomischen Baues liefern jene Wurzeln, die in der spontanen Form dünn, in manchen kultivierten Varietäten aber fleischig sind, und aus der Verwendung derartigen Materials erklären sich wohl auch die Erfolge Wildts. Aus den erwähnten Versuchen über die Zugfestigkeit, sowie aus meinen Untersuchungen über die direkte mechanische Schädigung der Blätter durch Wind¹) geht ferner hervor, daß die mechanische Leistungsfähigkeit, die in der Natur vorkommende Beanspruchung oft wesentlich übersteigt, so daß in den angewandten Belastungen die Reizschwelle, hinter welcher eine Vermehrung und Verstärkung der mechanischen Elemente zu erwarten gewesen wäre, wohl überhaupt nicht erreicht worden ist. Dies würde verständlich machen, warum positive Erfolge gerade mit Kürbisfruchtstielen (und vielleicht auch mit Vinca-Stengeln) erzielt wurden, denn diese sind für gewöhnlich nicht merklich mechanisch beansprucht. Soll bei derartigen Versuchen ein positives Resultat erzielt werden, so läßt sich bei der weitgehenden Harmonie zwischen Bau und Funktion eigentlich voraussagen, welche Experimente am meisten Erfolg versprechen. Man wird bei schwächeren Belastungen nur an Organen mit geringer Festigkeit, an fester gebauten Organen nur bei stärkerer Belastung eine Verstärkung der mechanischen Elemente erwarten dürfen. Auch kann es nicht auffallen, wenn Organen, die in der Natur niemals auf Zug beansprucht werden, die Fähigkeit abgehen sollte, auf künstlichen Zug in zweckmäßiger Weise zu reagieren.

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 290.

[2]) An dieser Stelle müssen wir auch noch die Untersuchungen von Baranetzky (1879), Scholtz (1887) u. Hegler (1893) erwähnen, nach welchen ein Zug in vielen Pflanzen eine Beschleunigung des Wachstums verursacht, nachdem zunächst eine Verlangsamung eingetreten war. Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie. II. p. 149.

[3]) de Bary, Anatomie der Pflanzen. 1877. p. 534.

6. Die Beziehungen zwischen reiner und kombinierter Zug- und Druckspannung.

Vergleichen wir die Wirkungen reiner Zug- oder Druckspannungen mit der Wirkung kombinierter Zug-Druckspannungen, so sehen wir aus der tabellarischen Zusammenstellung der wichtigsten Resultate, daß die Parallelversuche in manchen Fällen noch fehlen oder unzureichend sind. Diejenigen Fälle, welche einen Vergleich gestatten, zeigen in einigen Punkten ein paralleles Verhalten. Der Förderung des Radius auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) an älteren Wurzeln von Laubhölzern und Koniferen entspricht eine Förderung des Radius bei reinem Längsdruck.²) Der Förderung des Radius an Koniferenstämmen und Ästen auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) entspricht eine Förderung des Radius bei reinem Längsdruck.²) Der Förderung des Radius, der Vergrößerung des Zelldurchmessers, der fehlenden Wandverdickung auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) entsprechen analoge Veränderungen bei reinem Längsdruck.²) Der Hemmung des Radius auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) gewisser Laubhölzer, steht eine Förderung bei reiner Druckspannung gegenüber;²) der Rotholzbildung der Koniferen auf der Druckseite (Zug-Druckspannung) ein Fehlen von

---

¹) Ursprung, Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Bibl. Bot. Heft 60. p. 48.)

²) Nach den vorliegenden, unzureichenden Erfahrungen.

	Druckseite bei kombiniertem Längszug-Druck	Reiner Längsdruck	Zugseite bei kombiniertem Längszug-Druck	Reiner Längszug
1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln. a. Koniferen b. Laubhölzer	Radius gefördert	[Radius gefördert (oberer Astwinkel, Oberseite der Bretterwurzeln)]	Radius gehemmt	(bei jungen Wurzeln sekundäres Dickenwachstum verhindert; zugfeste Konstruktion; zentripetale Anordnung)
2. Gewaltsam gekr. Stämmchen				
a. Koniferen	Radius gefördert		Radius gehemmt	unbekannt
b. *Aesculus*, *Tilia*	Radius gehemmt		Radius gefördert	(keine Veränderung des Radius)
3. Gerade horizontale Äste				
a. Koniferen	Radius gefördert Rotholz	[kein Rotholz (ober. Astw., Oberseite d. Bretterwurz.)]	Radius gehemmt Weißholz	unbekannt unbekannt
b. Viele Laubhölzer	Tracheiden meist kürzer Radius gehemmt Gefäßglieder und Libriform meist kürzer	unbekannt [Radius geförd. (ob. Astw., Oberseit. d. Bretterwurz.)]	Tracheiden meist länger Radius gefördert Gefäßglieder und Libriform meist länger	unbekannt keine Veränderung des Radius Verkürzung der Holzzellen (Äste von Trauerbäumen) Vermehrung der Bastfasern (nur bei Trauerform von *Corylus*)
4. Gewaltsame Krümmung od. Verhinderung d. Krümmung				
a. Fruchtstiele	Radius gefördert Vergröß. d. Zelldurchm. Wände dünn	unbekannt unbekannt unbekannt	Radius gehemmt Verklein. d. Zelldurchm. Verdickung der Wände	unverändert unverändert unverändert, excl. Kürbis, wo mechan. Zellen vermehrt u. Wände verdickt
b. Krautstengel	Radius gefördert Vergröß. d. Zelldurchm. Wände dünn	Rad. bald geförd., bald nicht Vergröß. des Zelldurchm. Wandverdickung fehlend oder zweifelhaft	Radius gehemmt Verklein. d. Zelldurchm. Verdickung der Wände	unverändert unverändert unverändert, ev. schwache Zunahme des mechan. Systems bei *Vinca*
5. Junge Wurzeln	unbekannt	Radius gefördert, Veränderung der Zellänge unbekannt	unbekannt	sekund. Dickenw. verhindert zugfeste Konstrukt., zentripetale Anordnung. Keine Neubildung mechan. Zellen (nach Hibbard schwache Zunahm. d. mechan. Zellen), keine Veränderg. d. Wanddicke, keine Veränderg. d. Quer- u. Längsdurchm. d. Z.

Rotholzbildung bei reiner Druckspannung;[1]) der Verlängerung der Holzzellen auf der Zugseite (Zug-Druckspannuug) eine Verkürzung bei reiner Zugspannung. Zu dem Widerspruch zwischen seinen eigenen und Baranetzkys Resultaten bemerkt Widersheim: „Will man nun diese Dehnung wirklich als Ursache der Zellenverlängerung ansprechen, so könnte man vielleicht der wachstumsfördernden Wirkung einer normalen Belastung die wachstumshemmende Wirkung einer abnormalen Belastung, wie sie sich in der Holzzellenverkürzung bei meinen Untersuchungen zu erkennen gibt, gegenüberstellen“. „Ob auf der Verkürzung der Holzzellen zugleich eine Verstärkung des Holzkörpers beruht, ist schwer zu entscheiden; in gewissem Sinne ist ein aus kürzeren Elementen sich aufbauender Körper für seitliche Verschiebung fester gebaut, andererseits muß man aber annehmen, daß nach den bekannten Nördlingerschen Zerreißungsversuchen eine Verkürzung der Elemente nicht im Sinne einer Verstärkung aufzufassen sei.“

Der Hemmung des Radius, der Verkleinerung des Zelldurchmessers, der Verdickung der Wände auf der Zugseite (Zug-Druckspannung) von Fruchtstielen, steht ein Konstantbeiben bei reiner Zugspannung gegenüber (exkl. Kürbis, wo die mechanischen Zellen vermehrt und die Wände verdickt werden). Der Hemmung des Radius, dem Kleinerbleiben der Zellen, der Verdickung der Wände auf der Zugseite (Zug-Druckspannung) von Krautstengeln steht ein Konstantbleiben bei reiner Zugspannung gegenüber. (Vielleicht mit Ausnahme von *Vinca*, wo eine schwache Zunahme des mechanischen Systems erfolgen soll.)

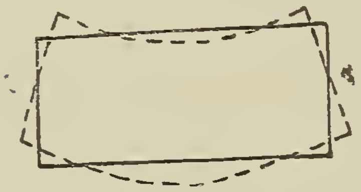
Aus dem Vorhergehenden folgt, daß die Wirkungen reiner Zug- und Druckspannung die Wachstumsvorgänge nicht verständlich machen, welche die kombinierten Zug-Druckspannungen begleiten. Der Grund hierfür kann ein verschiedener sein. Erstens wurden die reinen Zug- oder Druckversuche vielfach mit andern Pflanzen ausgeführt, als die Experimente mit kombinierten Zug-Druckspannungen, weshalb die Resultate nicht direkt verglichen werden können. Es ergibt sich daher die Notwendigkeit, Organe derselben Art, die unter gleichen Bedingungen aufgewachsen sind, den verschiedenen Beanspruchungen zu unterwerfen. Es ist zweitens denkbar, daß die kombinierte Zug-Druckspannung nicht nur einen Längszug und Längsdruck, sondern noch andere Veränderungen im Gefolge hat. Es ist drittens denkbar, daß ein allseitiger, gleichmäßiger Druck (oder Zug) anders wirkt als ein einseitiger Druck (oder Zug). Es ist viertens denkbar, daß die Vereinigung von Zug-Druckspannungen einen Reiz besonderer Art darstellt. Es ist aber fünftens auch möglich, daß die kombinierte Zug-Druckspannung gar nicht die Ursache des exzentrischen Wachstums ist, sondern daß sie nur eine Erscheinung darstellt, welche die wirkliche Ursache immer oder oft begleitet.

Was den zweiten Punkt betrifft, so tritt bekanntlich bei der Biegung eines Stabes zugleich auch eine Querdeformation ein. Hat

---

[1]) Nach den vorliegenden, unzureichenden Erfahrungen.

z. B. der Stab einen rechteckigen Querschnitt und wird er mit beiden Enden nach unten gebogen, so erhält der Querschnitt dadurch die Form, welche durch die gestrichelte Linie angedeutet ist. Die Oberseite erleidet also neben dem Längszug einen Querdruck, die Unterseite neben dem Längsdruck einen Querzug. Den Einfluß einer kombinierten Querzug-Druckspannung, ohne die entsprechenden Längsspannungen kennen wir nicht; auch die Bedeutung eines reinen Querzuges ist unbekannt. Dagegen dürften die vorliegenden Untersuchungen über allseitigen und besonders über zweiseitigen Radialdruck einigermaßen über die Wirkungen orientieren, welche ein reiner Querdruck auszuüben imstande ist. Versuche mit zweiseitigem Druck (Einklemmen in Schraubstock oder zwischen Schieferplatten) sind von Wildt¹) und Prein²) ausgeführt worden, beziehen sich aber leider nur auf Wurzeln. Eine pentarche Wurzel von *Vicia Faba* wurde an der gehemmten Stelle hexarch und die Wurzeln des Eiszapfenradies zeigten eine starke Abplattung des Organs, ein Engerwerden des Zelldurchmessers, eine Verdickung der Wände und auch ein Kollabieren von Zellen. Krabbe³) beobachtete an Stämmen, bei allseitigem starkem Radialdruck eine Verringerung des Zuwachses, außerdem eine Verkürzung des radialen Durchmessers der Tracheiden bei den Nadelhölzern und der Gefäße bei den Laubhölzern. Gehmacher⁴) gibt bei allseitigem Druck für die Rinde eine Verkleinerung der Zellen und eine Reduktion der Bastfaserzahl an, während Krabbe merkwürdigerweise unter Umständen eine Wachstumssteigerung konstatierte. Die bei Querdruck eben erwähnte Zuwachshemmung, Verkleinerung des Zelldurchmessers und Wandverdickung ist bei Fruchtstielen und Krautstengeln auch auf der Zugseite beobachtet worden, ja Keller fand sogar an Blütenstielen von *Camassia esculenta* eine Zusammendrückung einiger Schichten des Rindengewebes. Diese Übereinstimmung kann jedoch zu keinen weiteren Schlüssen berechtigen, weil die Versuche über Biegung und Querdruck meist an ganz verschiedenen Organen und Pflanzen ausgeführt wurden. Außerdem zeigen die epinastischen Äste auf der Zugseite eine Zuwachssteigerung, obschon natürlich auch hier ein stärkerer Querdruck hemmend wirken müßte, während ein schwächerer Radialdruck nach Krabbe bedeutungslos ist. Die erwähnten Erfolge bei Radialdruck dürfen aber schon deshalb auf unsern Fall nicht angewendet werden, weil die Spannung in den Versuchen mit Querdruck unverhältnismäßig viel größer war als die entsprechende Inanspruchnahme bei Biegung.



---

[1]) Wild, l. c. p. 17.

[2]) Prein, Über den Einfluß mechanischer Hemmungen auf die histologische Entwicklung der Wurzeln. Inaug.-Diss. 1908.

[3]) Krabbe, Über das Wachstum des Verdickungsringes u. der jungen Holzzellen in seiner Abhängigkeit vonDruckwirkungen. (Abh. d. Berliner Akad. 1884.)

[4]) Gehmacher, Untersuchungen über den Einfluß des Rindendruckes auf das Wachstum u. den Bau der Rinden. (Sitzber. d. Wien. Akad. 1883. Abt. I. Bd. 88. p. 878.)

Man hat früher vielfach die Wachstumsverschiedenheiten mit Vorliebe auf Ernährungsdifferenzen zurückzuführen versucht und es drängt sich daher die Frage auf, ob nicht vielleicht die Längsspannungen Ernährungsdifferenzen nach sich ziehen könnten. Nehmen wir einmal an, durch Längszug werde die Nahrungszufuhr gehemmt, dann müßte an den hyponastischen Koniferenästen eine schlechtere Ernährung den Zuwachs hindern, bei den epinastischen Laubholzästen aber umgekehrt steigern. Dieses eine Beispiel dürfte zur Genüge zeigen, daß auf diesem Wege eine Erklärung nicht möglich ist.

Was den dritten Punkt betrifft, so ist die Möglichkeit, daß ein einseitiger Längsdruck oder -Zug anders wirken kann als ein allseitiger, nicht von der Hand zu weisen. Es ergibt sich ja aus dem Vorhergehenden mit genügender Deutlichkeit, daß es sich beim exzentrischen Wachstum nicht um rein mechanische Wirkungen der Längsspannungen handelt, sondern um komplizierte Reizerscheinungen. Spezielle Erfahrungen über die Erfolge allseitiger und einseitiger reiner Druckspannung an derselben Pflanze liegen nicht vor, wären aber z. B. mit Wurzeln zu erhalten, die man auf der Oberseite der Ansatzstelle einseitig, an einer anderen Stelle aber allseitig auf Druck beanspruchen könnte. Daß jedoch die Wirkungen eines einseitigen reinen Längsdruckes die Veränderungen auf der Druckseite eines auf Biegung beanspruchten Organs nicht erklären können, zeigen schon die Fichtenäste, welche auf der Unterseite Rotholz bilden, das auf der Oberseite der Bretterwurzeln und auch im oberen Astwinkel fehlt.

Welche Bedeutung unter Umständen selbst ein ganz schwacher Druck besitzen kann, zeigen die von Pfeffer erwähnten Versuche von Tittmann mit Sproßstücken von *Populus,* die an beiden Enden eine Schnittfläche aufweisen. Wurde das eine Ende in lockeren Sand gesteckt, so genügte dieser schwache Druck, um an ihm die Kallusbildung zu verhindern. Der Kallus trat hier dagegen auf, wenn das Hervorwachsen an der anderen Schnittfläche durch einen Gipsverband gehindert war.

Endlich ist zu prüfen, ob die Längsspannungen wirklich die eigentliche Ursache des exzentrischen Wachstums sind oder ob sie nur eine Begleiterscheinung darstellen. An horizontalen Ästen z. B. sind auf den antagonistischen Seiten nicht nur die Längsspannungen verschieden, sondern es wirken auch die Atmosphärilien in verschiedener Weise ein, und ferner ist die Möglichkeit einer besonderen Reizwirkung der Schwerkraft in Betracht zu ziehen.

II. Die Bedeutung anderer Faktoren.

An Tatsachen, welche das Vorhandensein eines exzentrischen Baues auch ohne ein nachweisbares Vorkommen von Längsspannungen beweisen, fehlt es nicht. Hartig[1]) hatte an Kübelpflanzen von Fichten, die im Glashaus horizontal gelegt oder invers aufgehängt worden waren, das Gipfelstück mit Bindfaden nach aufwärts umgebogen und in dieser Lage festgehalten. Obschon ein Längsdruck auf der Unterseite ausgeschlossen war, entstand auf derselben doch kräftiges Rotholz. Wurde dagegen der horizontale Stamm um seine Achse gedreht, so gelangte keine Spur von Rotholz zur Ausbildung.

---

[1]) Hartig, Holzuntersuchungen. p. 75, 76. 79. 80.

Ewart und Mason-Jones[1]) fanden an einem reifenartig gekrümmten Zweig von *Cupressus nutkaensis* die Zone stärksten Längsdruckes frei von Rotholz, während die jeweils nach unten gekehrte Zweigpartie deutliches Rotholz aufwies. Aus diesen und ähnlichen Resultaten mit *Cupressus Lawsoniana, Pinus contorta* und *Pinus Cembra* folgt, daß in diesen Fällen nicht die Längsspannung, sondern die Schwerkraft die Ursache der Rotholzbildung war. Das Übergreifen der Rotholzbildung auf annähernd vertikale Achsen wird darauf zurückgeführt, daß der Schwerkraftreiz „is able to spread longitudinally from the region where it is directly perceived". Das gelegentliche Fehlen von Rotholz in der unteren Hälfte kreisförmig gebogener Sprosse soll darauf beruhen, daß Schwerkraft und Längsdruck einander entgegenwirken. (Die Bedeutungslosigkeit des Lichtes ist für *Cupressus nutkaensis* direkt bewiesen worden.)

Mit Krautpflanzen operierten Ball und Bücher. Horizontal gelegte Phaseoluspflanzen, die sich nur in den jungen Sproßteilen geotropisch aufkrümmten, zeigten trotzdem auf der ganzen Länge eine verschiedene Ausbildung von Ober- und Unterseite. Auch *Vicia Faba*-Stengel, die dem Tisch auflagen und stark tordiert waren, wiesen immer auf der jeweiligen Oberseite eine Förderung der Wanddicke der mechanischen Elemente auf. Ferner wurden an eingegipsten und horizontal gelegten Ricinushypokotylen und Phaseolusepikotylen Bast und Kollenchym auf der Oberseite übernormal ausgebildet und auch die Holzzellen stark verdickt, während dieselben Elemente auf der Unterseite unverdickt blieben. Als weiteres Beispiel sei noch ein Versuch mit invers gestellten Ricinushypokotylen erwähnt, die rechtwinklig gekrümmt worden waren. Entgegen den sonstigen Erfahrungen an gewaltsam gekrümmten Sprossen trat hier eine Förderung der Wandverdickungen der mechanischen Gewebe auch auf der konkaven Seite, also der Druckseite auf.

Sowohl Hartig wie Bücher schreiben die erwähnten Wirkungen ohne weiteres der Schwerkraft zu. Es ist aber doch zu bemerken, daß hier in der Regel noch andere Möglichkeiten denkbar sind. Sollten die Zellen auf den antagonistischen Seiten im Längsdurchmesser oder Turgor differieren, so wären auch in älteren Organteilen und bei vollständiger Äquilibrierung des Eigengewichts innere Spannungsdifferenzen möglich. Aus den Messungen von Baranetzky geht hervor, daß tatsächlich an Ästen solche Längenunterschiede vorkommen. Die untersuchten Äste waren allerdings unter normalen Verhältnissen, also unter Einwirkung des Eigengewichts gewachsen; aber auch unterstützte Äste 1) konnten ein gleiches Verhalten zeigen, doch lassen sich aus diesen Versuchen keine bestimmten Schlüsse ziehen, da die Methodik nicht einwandfrei war. Sollten aber die erwähnten Längendifferenzen tatsächlich auch bei Ausschluß von Längsspannungen auftreten, so wäre damit für die Erklärung des Dickenwachstums doch nichts gewonnen, denn nach Baranetzky finden sich ja die langen Zellen auf der Oberseite, es müßte also auf der Oberseite ein Druck und auf der Unterseite ein Zug entstehen, während die zu erklärende exzentrische Ausbildung gerade mit der umgekehrten Verteilung der Spannungen verbunden ist.

---

[1]) Ewart and Mason-Jones, The formation of red wood in Conifers. (Ann. of Botany. Vol. XX. 1906. p. 201.)

Von Hegler liegen Versuche vor (Über den Einfluß des mechanischen Zugs auf das Wachstum der Pflanze. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. VI. 1893. p. 407 u. 411) über Turgorveränderungen bei reinem Längszug und bei mechanischer Hemmung durch Eingipsen. Die Zellen der Streckungszone zeigten bei reiner Zugspannung (100 g Belastung) nach 12—24 Stunden eine Turgorsteigerung

bei Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*	von $^1/_2$—2 $^0/_0$ KNO_3
bei Sprossen von *Dahlia variabilis*	von $^1/_2$—2 $^0/_0$ KNO_3
bei Sproß von *Solidago gigantea* (Belastung bis 500 g)	von 3 $^0/_0$ KNO_3

Nach zweimal 24stündiger Hemmung des Wachstums durch Umgießen mit Gips wurde eine Turgorsteigerung beobachtet

bei Epikotylen von *Phaseolus multiflorus*	von 2—2$^1/_2$ $^0/_0$ KNO_3
bei Keimpflanzen von *Vicia Faba*	von $^1/_2$—1 $^0/_0$ KNO_3
bei jungen Wurzeln von *Vicia Faba*	von 2—3 $^0/_0$ KNO_3

Dagegen fand Noll (l. c. Arb. d. Würzb. Inst. p. 577) in Pflanzenorganen während der Reizkrümmung in Übereinstimmung mit entsprechenden Versuchen Wortmanns den Turgor auf der konkaven und konvexen Seite gleich. In sehr stark gekrümmten Organen war die osmotische Kraft der Konvexseite schwächer als die der konkaven.

Der Schwerkraft schreibt ferner Massart 2) das exzentrische Dickenwachstum zu, das er bei *Ficus Rumphii* in Buitenzorg beobachtete. Die Unterseite der horizontalen Äste ist nach seinen Angaben so stark entwickelt, daß ein Querschnitt dreimal höher als breit ist. Die Wurzeln sind nach dem gleichen Autor epinastisch und noch stärker exzentrisch als die Äste. „Leur excentricité est exclusivement due à la gravitation: toutes les racines horizontales s'accroissent de la même façon, qu'elles soient éclairées ou souterraines.“ Die Möglichkeit einer Bedeutung der Längsspannungen wurde von Massart übersehen und läßt sich aus den vorliegenden Angaben nicht ausreichend beurteilen. Für unterirdische Wurzel-

---

1) Baranetzky, l. c. p. 236.

2) Massart, Sur l'irritabilité des plantes supérieures. Mémoires couronnés et autres mémoires publiés par l'academie royale. Bruxelles 1902.

partien allerdings, die ziemlich weit unter der Bodenoberfläche liegen und genügend vom Stamm entfernt sind, dürfte Massarts Annahme das Richtige treffen.

In den Erwägungen von Hartig und Bücher ist ferner unberücksichtigt geblieben, daß auch die „Atmosphärilien" die Ober- und Unterseite verschieden beeinflussen. Dieses Versehen Hartigs war bereits Sonntag¹) aufgefallen. Wenn jedoch Sonntag meint, gegen den Einfluß der Schwerkraft spreche schon der Umstand, daß den horizontalen Koniferenwurzeln im Gegensatz zu den Ästen Rotholz fehle, und wenn er aus diesem Grunde dem Licht einen Einfluß auf die Rotholzbildung zuspricht, so geht er zu weit. Ganz abgesehen von dem tatsächlichen Vorkommen von Rotholz in Wurzeln würde ein verschiedenes Verhalten von Wurzel und Sproß in dieser Hinsicht ebenso wenig etwas gegen die Bedeutung der Schwerkraft beweisen, wie der negative und positive Geotropismus derselben Organe. Zur Stütze seiner Ansicht über einen eventuellen Einfluß des Lichtes zitiert Sonntag Angaben von Weinzierl, der an heliotropisch krümmungsfähigen Stielen von *Tulipa* und *Hyacinthus* fand, daß die Lichtseite eine doppelt so zugfeste Epidermis entwickelt wie die Schattenseite. „Es ist mir nicht unwahrscheinlich, daß für die Rotholzbildung der Fichtenäste und Koniferenäste überhaupt der Heliotropismus ebenfalls von Bedeutung ist." Die Unrichtigkeit der a priori unwahrscheinlichen Annahme Sonntags bewiesen Ewart und Mason-Jones³) für *Cupressus nutkaensis*. Zweige, die auf der Oberseite beschattet waren, bildeten Rotholz in der gleichen Weise, wie ähnlich beschaffene normal belichtete Zweige.

Eine bessere Stütze für den Einfluß des Lichtes bringen die Untersuchungen von Massart⁴) an *Ficus repens*. Zweige von Gewächshauspflanzen, die an einer Mauer gezogen wurden, waren auf der Lichtseite im Dickenwachstum stark gehemmt, auf der vom Licht abgekehrten Seite dagegen enorm gefördert. Da die Bedeutungslosigkeit von Kontakt, Schwerkraft und inneren Faktoren nachgewiesen werden konnte, so schließt Massart: „C'est la lumière seule qui agit comme excitant." Später bemerkt er allerdings: „Peut-être la distribution asymétrique, de l'humidité atmosphérique a-t-elle une influence; mais il ne m'a pas été possible de l'étudier." Nach seinen Angaben ist ferner die Exzentrizität dieselbe, ob die stärker beleuchtete Seite von direktem Sonnenlicht oder von schwachem Licht getroffen wird, wie es im Unterholz des Urwaldes oder unter den Tischen der Warmhäuser sich vorfindet. Es erwies sich auch als gleichgiltig, ob die vom Licht ab-

---

¹) Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1903. p. 104.)

²) v. Weinzierl, Beitr. z. Lehre v. d. Festigkeit etc. (Sitzber. d. Wien. Akad., math.-nat. Cl. LXXVI. Bd. I.)

³) Ewart and Mason-Jones, The formation of red wood in Conifers. (Ann. of Bot. 1906. Vol. XX. p. 201.)

⁴) Massart, l. c. 36ff.

gekehrte Seite dem Substrat dicht aufliegt oder 10 cm davon entfernt ist. Hieraus schließt Massart, daß ein geringer Unterschied in der Beleuchtung der antagonistischen Seiten ausreicht. Eine Differenz muß allerdings vorhanden sein, da Zweige, die in ziemlicher Entfernung von der Mauer frei vom Dach herunterhingen und allseitig etwa gleichstark beleuchtet waren, einen zentrischen Bau besaßen.

Weil das Längenwachstum des Stengels durch Licht gehemmt und durch Dunkelheit gefördert wird, so drängt sich zunächst die Frage auf, ob das exzentrische Dickenwachstum einem ähnlichen Einfluß des Lichts auf die Kambiumtätigkeit zugeschrieben werden kann. Es folgt jedoch schon aus den erwähnten Tatsachen, daß dies nicht zutrifft. und noch deutlicher geht es aus der Angabe Massarts hervor, nach welcher bei allseitigem starken Licht und bei allseitiger Dunkelheit das Dickenwachstum annähernd gleichstark ist.

Indem Massart in den oben erwähnten Fällen das Licht als die Ursache des exzentrischen Dickenwachstums bezeichnet, spricht er eine Behauptung aus, die er durchaus nicht streng bewiesen hat, denn die antagonistischen Seiten werden nicht nur von den Lichtstrahlen, sondern auch von den Wärmestrahlen verschieden beeinflußt und ebenso werden durch einseitiges Auffallen des Regens, durch Anlehnung an feuchtes Substrat oder auf andere Weise Feuchtigkeitsdifferenzen entstehen können. Auch fehlen jegliche Angaben darüber, wie man sich bei Organen mit bedeutender Periderm oder Borkenhülle die Perzeption des Lichtreizes denken soll, da eine direkte Beeinflussung der Kambiumzellen in solchen Fällen doch nicht möglich erscheint. Vorsichtiger drückt sich Kny[1]) aus, indem er von einem Einfluß der „Atmosphärilien" spricht und dabei unentschieden läßt, ob Licht oder Wärme oder Feuchtigkeit oder eine Vereinigung mehrerer Faktoren wirksam sei. Ganz unberücksichtigt blieben die Atmosphärilien in den Untersuchungen von Hartig und Bücher, welche die Erfolge ohne weiteres der Schwerkraft zuschrieben. Von dem entgegengesetzten Fehler ist wiederum Kny[1]) nicht ganz freizusprechen, der das exzentrische Dickenwachstum horizontaler, freigelegter Wurzeln und im Anschluß daran auch dasjenige der Äste auf die Atmospärilien zurückgeführt wissen will, obschon doch Spannungsdifferenzen und Schwerkraft ebenso in Frage kommen. Daß in Wurzelstücken, die nur auf eine kurze Strecke freigelegt sind, keine starken Längsspannungen vorkommen können, ist wohl richtig, da aber Fälle bekannt sind, in denen die Exzentrizität auf Längsspannungen beruht, und da — es handelt sich ja um Reizerscheinungen — auch für geringe Differenzen ein großer Einfluß nicht ausgeschlossen ist, so läßt sich ohne spezielle Untersuchungen nichts Bestimmtes aussagen. Der Schwerkraft schreibt Kny keine Bedeutung zu, weil bei Wurzeln, die in genügender Tiefe unter der Bodenoberfläche erwachsen sind, das bevorzugte Dickenwachstum keine konstante Beziehung zur Lotlinie zeigt. Ganz einwandfrei ist dieser Schluß aber erst dann, wenn der Nachweis vorliegt, daß vom Boden umhüllte und vom Boden befreite horizontale Wurzelteile auf die Schwerkraft bezüglich des Dickenwachstums gleich reagieren.

---

[1]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers der Wurzeln in seiner Beziehung zur Lotlinie. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1907. Bd. XXVI.)

Vor den Arbeiten Krabbes wurde auch der Rindendruck vielfach zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums herbeigezogen. Krabbe hat bekanntlich gezeigt, daß eine allseitige Vermehrung der Rindenspannung innerhalb der in der Natur vorkommenden Grenzen, für das Dickenwachstum bedeutungslos ist. Hieraus hat man geschlossen, daß auch eine gleichstarke einseitige Vermehrung der Rindenspannung erfolglos sein müsse. Nach den mitgeteilten Erfahrungen über die gänzlich verschiedene Wirkung von allseitigen und einseitigen Längsspannungs- und Beleuchtungsänderungen ist jedoch dieser Schluß nicht mehr berechtigt, weil die Möglichkeit vorliegt, daß eine einseitige Änderung auch dann das Dickenwachstum stark beeinflußt, wenn die gleiche aber allseitige Änderung erfolglos verläuft. Da aber die Rindendruckdifferenzen nicht nur gering sind, sondern auch ihren Sinn wechseln, so daß derselbe hyponastische Ast bald auf der Unterseite, bald auf der Oberseite die stärkere Spannung haben kann, so wird man trotzdem in den erwähnten Fällen den Rindendruck als bedeutungslos bezeichnen dürfen.

Die Möglichkeit, daß neben der rein mechanischen Wirkung eine Reizwirkung in Betracht zu ziehen ist, liegt auch beim Radialdruck vor, wie er z. B. sehr häufig vom Erdboden auf die Wurzeln ausgeübt wird. Eine Wachstumshemmung bei starkem allseitigen Radialdruck ist rein mechanisch verständlich; die Erklärung des anatomischen Baues allerdings gestaltet sich schon wesentlich komplizierter, was bereits von Krabbe¹) hervorgehoben wurde. Bei starkem einseitigem Radialdruck ist ein mechanischer Erfolg, bei schwächerem einseitigem Radialdruck aber auch ein Reizerfolg denkbar. Das exzentrische Dickenwachstum von horizontal verlaufenden, der Erde aufliegenden Wurzeln läßt sich, schon wegen der großen Energie, mit der das Dickenwachstum vor sich geht, nicht rein mechanisch erklären; ob es sich aber um einen durch Verschiedenheiten im Radialdruck ausgelösten Reizvorgang handeln kann, ist bei dem Fehlen diesbezüglicher Versuche zur Zeit nicht zu entscheiden.

Mit Vorliebe suchte man, besonders in früheren Zeiten, Wachstumsdifferenzen auf Verschiedenheiten in der Ernährung zurückzuführen. Gegen dieses Prinzip, welches in dem geringeren Wachstum stets eine Folge des Nahrungsmangels sieht, haben sich die bedeutendsten neueren Pflanzenphysiologen ausgesprochen, unter denen nur Sachs und Pfeffer²) erwähnt seien. Handelte es sich bei den Ernährungshypothesen meistens um ganz willkürliche Annahmen, so gibt es doch auch Fälle, wo ein Einfluß der Nahrungs-

---

¹) Krabbe, l. c.

²) Pfeffer, Pflanzenphysiol. z. B. p. 592.

zufuhr kaum zu umgehen ist, vergl. z. B. Vöchting.[1]) Derselbe Autor[2]) fand, daß in alten Kohlrabiknollen unter bestimmten Bedingungen fast sämtliche Parenchymzellen des inneren Markes derbwandig werden, daß in den darin verlaufenden Bündeln Holzfasern in beträchtlicher Zahl auftreten, ohne daß diese Zellformen irgend eine mechanische Leistung für die Körper erfüllen. „Sie bilden sich wahrscheinlich infolge reichlicher Ernährung, also auf Grund nutritiver Reizung. Der Vorgang ist nicht pathologisch (im engeren Sinne), da die Zellen in der Gestalt, in der Tüpfelbildung u. s. w. von normalen derbwandigen Formen nicht abweichen.“ In ähnlicher Weise wurden in den Ranken hypertrophischer Kürbispflanzen die Bastringe oder -sicheln erheblich verstärkt, auch wenn sie nie mit einer Stütze in Berührung kamen.

Mögen diese Vorgänge auch nicht „pathologisch im engeren Sinne“ sein, so lassen sie sich doch mit den Erscheinungen beim exzentrischen Dickenwachstum nicht leicht vergleichen. Mehr Ähnlichkeit besitzen einige von Goebel[3]) erwähnte Beispiele. Ein Sproß von *Equisetum Schaffneri*, der sich in gekrümmter Lage entwickelt hatte, bildete im unteren Sproßteil nur auf der konvexen Oberseite Seitensprosse. „Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, daß der ausschlaggebende Faktor in dem Biegen eines Sprosses die Änderung der Ernährungsverhältnisse ist.“ „Die konvexe Seite ist . . . die bevorzugte, besser ernährte, die konkave die gehemmte.“ Wir vermissen eine nähere Begründung; diese wäre aber um so eher nötig, als die gekrümmten Wurzeln und auch die bajonett- und schlangenartig verbogenen Sprosse auf der konkaven Seite stärker in die Dicke wachsen. Wir könnten also mit demselben Recht die konkave Seite als besser ernährt bezeichnen. Die Anwesenheit von Nahrungsstoffen stellt zweifellos eine Bedingung des Wachstums dar; ob es aber Fälle gibt, in denen das exzentrische Wachstum direkt durch Ernährungsdifferenzen hervorgerufen wird, ist eine ganz andere Frage. Eine experimentelle Behandlung ist schwer, weil die Ernährungsdifferenzen unter sonst gleichen Bedingungen geschaffen werden müssen und weil auch pathologische Zustände, wie sie mit Ringelungen, Einschnitten, Quetschungen etc. verbunden sind, nach Möglichkeit vermieden werden sollten. Bei einem näheren Studium wäre ferner zu berücksichtigen, daß Ernährungsdifferenzen vielleicht auch als Reiz wirken können. Die Beobachtung Hartigs,[4]) nach welcher eine auf der Westseite beastete und dem Westwinde ausgesetzte Fichte auf der Ostseite breite Ringe und Rotholz gebildet hatte, spricht jedenfalls nicht für die Ernährungshypothese.

Ein exzentrisches Dickenwachstum ist auch dadurch denkbar, daß die Kambiumtätigkeit auf den antagonistischen Seiten zu verschiedener Zeit einsetzt, was Hartig[1]) mit der verschiedenen Erwärmung in Zusammenhang bringt. Wenn eine lokale schnellere Erwärmung ein stärkeres Dickenwachstum im Gefolge hat, so würde sich dies für die Erklärung der Epinastie horizontaler Äste verwerten lassen, das ebenso häufige Vorkommen von Hyponastie unter denselben äußeren Bedingungen zeigt jedoch die Unzulänglichkeit dieses Faktors.

---

[1]) Vöchting, l. c. p. 239.

[2]) l. c. p. 290—296.

[3]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. 1908. p. 83—85.

[4]) Hartig, Das Rotholz der Fichte. (Forstl.-naturw. Zeitschr. 1896. Jahrg. V. p. 103.)

Da Korrelationserscheinungen an Sproßsystemen zur Genüge bekannt sind — man denke nur an das Aufrichten eines Seitenzweiges nach dem Dekapitieren des Hauptsprosses der Fichte —, so kann es nichts auffälliges haben, wenn nach den Angaben von Wiesner,[2]) Lämmermayr[3]) u. a. auch die Lage zum Muttersproß beim exzentrischen Dickenwachstum eine Rolle spielt.

Dagegen können unkontrollierbare phylogenetische Spekulationen, welche die Laubhölzer, im Gegensatz zu den Nadelhölzern, von kletternden und schlingenden Vorfahren abstammen lassen, bei ernsten Erklärungsversuchen nicht in Betracht fallen.[4])

In vielen Fällen sind die Faktoren, welche exzentrisches Dickenwachstum erzeugen, gänzlich unerforscht, so bei den Verbänderungen, wie sie an Laub- und Nadelhölzern[5]) auftreten, oder bei der bandförmigen Ausbildung vieler Lianenstämme. Oft werden hier unbekannte innere Ursachen im Spiele sein, doch sollte man zu ihnen erst dann seine Zuflucht nehmen, wenn jede Möglichkeit der Zurückführung auf bekannte Faktoren ausgeschlossen erscheint. Eine voreilige Herbeiziehung innerer Ursachen finden wir z. B. bei Massart,[6]) der die Exzentrizität der Bretterwurzeln von *Fagus silvatica* ohne weiteres einem „excitant interne venant de la base du tronc“ zuschreibt. Hier wären in erster Linie die Längsspannungen zu berücksichtigen, deren Einfluß Massart ganz übersehen hat. Ob bei den von Kny[7]) untersuchten Ficussprossen äußere Faktoren wirklich ganz außer Betracht fallen, scheint mir aus den mitgeteilten Beobachtungen ebenfalls nicht mit Sicherheit hervorzugehen. Noll[8]) führt die Tatsache, daß an hin- und hergekrümmten Hauptwurzeln die Seitenwurzeln nur auf der Konvexseite auftreten, auf „Morphästhesie“ zurück, „eine Reizbarkeit auf Grund der Wahrnehmung von Reizen, die von der Form und Haltung des eigenen Körpers (einschließlich der Lage der Körperteile zu einander) ausgehen“. Zur Präzisierung seiner Auffassung bemerkt er an anderer Stelle: „Es genügt für die Konvexe schon der Umstand allein, Konvexseite zu sein, auf daß eine einseitige Organbildung hier ausgelöst werde". Obschon Noll erst nach dem negativen Ausfall zahlreicher Versuche zur „Morphästhesie" seine Zuflucht genommen hat, vermag ich mich ihm nicht anzuschließen. Vielmehr glaube ich, mit Goebel,[1]) daß durch die Biegung nicht nur die Form der Hauptwurzel, sondern auch ihre innere Beschaffenheit verändert wird. Die Erzeugung dieser inneren Differenzen ohne Biegung wird allerdings nicht leicht zu realisieren sein; wir begegnen hier denselben Schwierigkeiten wie bei der Analyse des Krümmungseinflusses auf das exzentrische Dickenwachstum. Daß die Änderung der Ernährungsverhältnisse, wie Goebel meint, die Hauptrolle spielen, halte ich nach unsern diesbezüglichen Erfahrungen mit Noll als sehr unwahrscheinlich.

---

[1]) Vgl. Schwarz, l. c. p. 199.

[2]) Wiesner, Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1892. p. 605.

[3]) Lämmermayr, l. c.

[4]) Metzger, l. c. p. 13.

[5]) Vergl. Sorauer, Pflanzenkrankheiten. I. 1909. p. 333.

[6]) Massart, l. c. p. 47. Daß er unter dem „excitant interne“ eine ganz unbekannte Größe versteht, geht deutlich aus p. 50 hervor.

[7]) Kny, Über das Dickenwachstum des Holzkörpers in seiner Abhängigkeit von äußeren Einflüssen. Berlin. 1882. p. 42.

[8]) Noll, Über den bestimmenden Einfluß von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. (Landwirtschaftl. Jahrb. Bd. 29. 1900. p. 361.)

Aus dem Vorhergehenden folgt, daß unter anderem auch für die Schwerkraft und die sog. Atmosphärilien ein Einfluß auf das exzentrische Dickenwachstum nachgewiesen ist. Daß dieser Einfluß kein direkter sei, sondern auf der Erzeugung von Spannungsdifferenzen[2]) auf den antagonistischen Seiten beruhe, ist wenig wahrscheinlich, wäre aber doch einer Prüfung wert. Überhaupt wurde ja der anatomischen und physiologischen Beschaffenheit der Zellen auf den antagonistischen Seiten noch zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt.

III. Die Bedeutung der Längsspannungen.

Zweifellos vorhanden und bis jetzt am besten studiert ist der Einfluß der Längsspannungen auf das exzentrische Wachstum. Fälle, in denen nur Längsspannungen in Frage kommen, sind die folgenden: 1. Krümmungsstellen älterer Wurzeln, 2. bajonettartig gekrümmte Stämmchen, 3. gewaltsame Krümmung von Krautstengeln am Klinostaten. Dagegen sind bei den Experimenten mit gewaltsam gekrümmten verholzten Stämmchen andere Möglichkeiten nicht ganz auszuschließen, weil zur Zeit Klinostatenversuche noch fehlen. 4. Annähernd horizontale Fichtenäste, die ständigem Westwind ausgesetzt waren.

Am besten wäre die Wirkung kombinierter Zug-Druckspannungen dann verständlich, wenn bei reiner allseitiger Druckspannung dieselben Veränderungen auftreten würden wie auf der Druckseite und bei reiner allseitiger Zugspannung die gleichen Veränderungen wie auf der Zugseite. Was zunächst die Krümmungsstellen älterer verholzter Wurzeln betrifft, so zeigen sie auf der Druckseite eine Förderung, auf der Zugseite eine Hemmung des Dickenwachstums und zwar sowohl bei Koniferen wie bei Laubhölzern. Das Verhalten bei reiner Zug- oder Druckspannung ist für ältere Wurzeln nicht bekannt, dagegen zeigen nach Wildt jüngere Wurzeln bei reiner Zugspannung eine Hemmung des sekundären Dickenwachstums, sowie eine zentripetale Anordnung der Gefäße, während die Zelldurchmesser und die Wanddicken unverändert blieben. Bei reiner Druckspannung ist an jungen Wurzeln eine Verdickung des Organs gefunden worden. Soweit also die bisherigen unzureichenden Kenntnisse gehen, ist ein gewisser Parallelismus nicht zu leugnen.

---

[1]) Goebel, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. p. 85

[2]) Infolge von ungleichem Längenwachstum der Zellen od. von Turgordifferenzen.

Ob sich das Verhalten bajonettartig gekrümmter Stämme aus der Wirkung reiner Druckspannung erklären lassen wird, ist unbekannt, nach den Erfahrungen Wiedersheims aber wenig wahrscheinlich.

Der exzentrische Wuchs gewaltsam gekrümmter Krautstengel kann dagegen sicher nicht auf die Wirkung reiner Zug- und Druckspannungen zurückgeführt werden, da reiner Längszug fast ganz bedeutungslos ist, während die Zugseite gekrümmter Stengel starke Veränderungen aufweist.

Die durch den Wind gebogenen Fichtenäste lassen auf der Druckseite Rotholz entstehen, während bei den Wurzeln — obschon sie Rotholz bilden können — die Druckseite an Krümmungsstellen häufig solches nicht enthielt.

Aus den vorliegenden Tatsachen ist also jedenfalls zu ersehen, daß auch bei alleiniger Einwirkung von Längsspannungen der Erfolg einer kombinierten Zug-Druckspannung nicht aus dem Erfolge allseitiger reiner Zugspannungen und Druckspannungen erklärt werden kann.

Wie ist dieses abweichende Verhalten zu erklären?

Der Einwand, daß zu den Parallelversuchen verschiedene Arten verwendet worden seien und daher kein Vergleich gezogen werden dürfe, ist auf viele Fälle nicht anwendbar. Auch der Hinweis auf einen eventuellen Unterschied in der Wirkung eines einseitigen und allseitigen reinen Längsdruckes (oder Zuges) kann die Schwierigkeiten nicht beseitigen, da der einseitige Längsdruck auf der Oberseite von Bretterwurzeln und im oberen Astwinkel kein Rotholz hervorruft, während bei Biegung die Druckseite öfters Rotholz führt. Das gleiche gilt für die Annahme eines verschiedenen Verhaltens von Sproß und Wurzel, da ja gerade an Krümmungsstellen das Dickenwachstum bei beiden vielfach in ähnlicher Weise erfolgt. Man könnte ferner der Pflanze mit Vöchting die Fähigkeit zuschreiben, auf eine Längspannung verschieden zu reagieren, je nachdem sie durch Eigengewicht oder Fremdgewicht verursacht wird. Auch damit wäre jedoch nichts gewonnen, da bei Biegungen durch den Wind die Spannungen nur mit einem Fremdgewicht verglichen werden könnten, die Reaktion aber trotzdem sehr deutlich ist. Das gleiche gilt für die Annahme einer verschiedenen Wirkung, je nachdem die Spannung das Organ der ganzen Länge nach oder nur auf eine kurze Strecke beansprucht. Bei Biegung durch Wind wird das Organ der ganzen Länge nach beansprucht, wie bei allseitigem Längsdruck oder Zug, und doch ist die Reaktion ganz verschieden.¹) Weiter läßt sich ein Unter-

---

¹) Die Beanspruchung bei Biegung differiert allerdings in verschiedenen Höhen, doch kann dies beim Längsdruck auch vorkommen.

schied vermuten, je nachdem die Spannung konstant (wie bei Längszug oder -druck) ist oder aber inkonstant (wie bei Wind). Aber auch dadurch werden die Schwierigkeiten nicht ausgeschaltet, weil an Krümmungsstellen die Spannungen, die beim Dickenwachstum entstehen, beständig wirken und doch eine deutliche Reaktion zur Folge haben. Würden Zug und Druck rein mechanisch wirken, dann müßte die Zug-Druckspannung aus den Einzelspannungen sich erklären lassen. Da es sich aber um eine Reizerscheinung handelt, so braucht dies durchaus nicht der Fall zu sein.

Auf den ersten Blick wäre das Verhalten bei kombinierten Zug-Druckspannungen wohl weniger auffällig, wenn auch die reinen Zug- und Druckspannungen einen entsprechenden Erfolg hätten. Es würde dies an die heliotropischen Erscheinungen erinnern. Starkes Licht hemmt, Dunkelheit fördert das Längenwachstum. Das Verhalten bei einseitigem Licht ist dadurch nicht erklärt, erscheint aber doch weniger fremdartig. Die Eigentümlichkeiten unserer Längsspannungen stehen übrigens nicht vereinzelt da. So gibt Massart an, daß auf das Dickenwachstum von *Ficus repens* weder allseitiges starkes Licht, noch allseitige Dunkelheit einen Einfluß habe, während nach dem gleichen Autor schon auf geringe Helligkeitsdifferenzen eine Reaktion erfolgt.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß die kombinierte Zug-Druckspannung einen besonderen Reiz darstellt, der eine eigenartige Reaktion zur Folge hat. Bei den Wurzelkrümmungen und den bajonettartigen Stammkrümmungen, bei den gewaltsam gekrümmten Krautstengeln und dem durch Wind gebogenen Ast wird die Druckseite gefördert und die Zugseite gehemmt. Ob dies für alle Stammkrümmungen gilt, bei denen das exzentrische Dickenwachstum nur auf Spannungsdifferenzen beruht, ist nicht bekannt; auch wissen wir nicht, ob vom Wind in horizontaler Ebene gebogene Äste von epinastischen Bäumen ebenfalls auf der Druckseite das Wachstum fördern wie der erwähnte Koniferenast. Jedenfalls hört das einheitliche Verhalten auf, sobald man die anatomischen Differenzen berücksichtigt. Wir finden auf der Druckseite des in horizontaler Ebene vom Wind gebogenen Astes Rotholz, auf der Druckseite der Wurzelkrümmungen aber nur ausnahmsweise. Ob bei alleiniger Einwirkung von Längsspannungen die Koniferenäste immer Rotholz auf der Druckseite bilden, die Wurzeln aber nur selten, ist weiter zu untersuchen, nach Ewart (für Äste) aber wenig wahrscheinlich. Wäre es der Fall, so müßte man annehmen, daß Wurzel und Ast bezüglich des Sinnes der Wachstumsförderung gleich reagieren, bezüglich der Rotholzbildung aber verschieden. Wesentliche Differenzen zeigen jedenfalls auch die Krautstengel und Koniferenäste, indem die einen ihre Wände auf der Druckseite besonders dünn ausbilden, die andern aber bedeutend verdicken.

Wir haben bis jetzt angenommen, daß eine Seite immer nur auf Zug oder auf Druck beansprucht wird. Nun kann es aber auch vorkommen, daß dieselbe Flanke abwechselnd Zug- und Druckspannungen erleidet. Das ist z. B. der Fall, wenn ein horizontaler Ast in horizontaler Ebene von wechselnden Ost- und Westwinden bald nach West, bald nach Ost verbogen wird. Nehmen wir an, die Radien hätten bei reinem Ostwind das Verhältnis $4\frac{3}{3}2$, bei reinem Westwind $2\frac{3}{3}4$, dann wäre bei gleichmäßig wechselndem Ost- und Westwind ein zentrischer Bau zu erwarten. Gewöhnlich wird allerdings bei einseitiger Beanspruchung der Durchmesser in der betreffenden Richtung größer sein. Gehen wir daher von der Voraussetzung aus, das Verhältnis der Radien sei bei reinem Ostwind $8\frac{3}{3}1$, bei reinem Westwind $1\frac{3}{3}8$, so dürften wir bei gleichmäßig wechselnder Windrichtung eine Förderung des Durchmessers in der Richtung der Inanspruchnahme voraussetzen. Tatsächlich ist auch, soweit bekannt, bei derartiger Beanspruchung der Durchmesser in der Krümmungsebene größer, nur wirken in der Natur in der Regel neben den Längsspannungen noch andere Faktoren mit. Die anatomischen Verhältnisse scheinen in diesen Fällen noch nicht untersucht zu sein. Zu vergleichen wären einige Angaben von Bücher über Versuche mit Krautpflanzen, die in horizontaler Zwangslage abwechselnd um 180° gedreht wurden. Bei zweistündiger Intermittierung war überhaupt kein Erfolg bemerkbar; bei 24stündiger und besonders bei 48stündiger Intermittierung trat eine Vergrößerung der Rindenentwicklung auf der Ober- und Unterseite ein, dagegen ließen sich Veränderungen in der Wanddicke nicht beobachten.

Da die Längsspannungen nicht mechanisch, sondern als Reiz wirken, so läßt sich der Erfolg nicht nach den mechanischen Wirkungen beurteilen, und es bedarf daher die Abhängigkeit von der Dauer und Intensität der kombinierten Zug-Druckspannung einer besonderen Untersuchung. Zunächst ist klar, daß die Spannungen eine untere Grenze, die Reizschwelle, überschritten haben müssen, wenn eine Reaktion erfolgen soll. Ferner werden wir eine Reaktionszeit und eine Präsentationszeit unterscheiden müssen und ebenso steht zu erwarten, daß Reizungen unter der Präsentationszeit (wie sie bei Windstößen vorkommen können) durch Summierung zu einer Reaktion führen. Das letztere wird allerdings abhängen von der Länge der Ruhepausen, da der Reiz ja nur eine gewisse Zeit nachklingt. Neben der Dauer ist auch die Intensität des Reizes in ihrer Beziehung zur Stärke der Exzentrizität und zur anatomischen Differenzierung zu studieren. Hierüber liegen vereinzelte Beobachtungen schon lange vor, doch fehlt es noch durchaus an einer systematischen Untersuchung.

Ferner drängen sich die Fragen auf nach dem Ort und der Art der Perzeption, sowie nach dem ev. Vorkommen einer Reizleitung.¹) Es ist weiter denkbar, daß das stärkere Dickenwachs-

---

¹) Einige — nicht ausreichend begründete — Angaben über eine Reizleitung finden sich bei Ewart u. Massart. Bei Ewart handelt es sich allerdings um einen Schwerkraftreiz. Nach Massart soll, wenn ich ihn recht verstehe, die Flügelbildung am vertikalen Stamm von *Ficus Rumphii* auf Reizen beruhen, die von exzentrischen Ästen und Wurzeln ausgehen.

tum je nach Organ und Spezies auf der Druck- oder auf der Zugseite erfolgt, oder auch daß überhaupt keine Reaktion eintritt. Würden z. B. die rechtwinkelig gekrümmten Koniferen-, Aesculus- und Tiliastämmchen auch auf dem Klinostaten das früher erwähnte Verhalten zeigen, so hatten wir Beispiele für die beiden ersten Fälle. Würde ferner ein gekrümmter, auf dem Klinostaten befindlicher Sproß vor und nach der sekundären Holzbildung auf den kombinierten Zug-Druckreiz umgekehrt reagieren, so entspräche das bis zu einem gewissen Grade dem Verhalten jener Blütenstiele, die anfänglich positiv und später negativ heliotropisch sind. Bei allen bis jetzt besprochenen Beispielen erfolgte das stärkere Dickenwachstum in der Krümmungsebene, bezw. der Ebene der Längsspannungen, ein maximales Dickenwachstum senkrecht zu dieser Ebene kommt vielleicht bei gewissen Lianen vor.

Etwas besser als mit einer gewöhnlichen geo- oder heliotropischen Reizung können wir unsere Reaktionen mit jenen Fällen vergleichen, bei welchen 2 antagonistische Reize auf die Pflanzen einwirken. Steht z. B. ein Stengel zwischen 2 Lichtquellen, so krümmt er sich gegen die stärkere, sobald das Verhältnis der Helligkeiten einen gewissen Minimalwert erreicht hat. Von diesem Minimalwert an tritt die Krümmung ein und bleibt gleichstark, wenn auch der Helligkeitsunterschied bedeutend wächst. Die Reaktion ist also Null oder maximal. Ganz ähnlich verhält es sich mit dem von Massart beschriebenen exzentrischem Dickenwachstum von *Ficus repens,* das nach seiner Auffassung auf Lichtdifferenzen beruht und auch entweder Null oder maximal ist. Total anders verläuft dagegen die Reaktion auf Längsspannungsdifferenzen; die Exzentrizität nimmt mit wachsenden Spannungsdifferenzen zu. Die Abhängigkeit des Dickenwachstums von der Stärke der Längsspannungen ist ferner sehr deutlich ausgesprochen in dem Bau der Stämme als Träger gleichen Widerstandes gegen Biegung.

Dadurch, daß in der Natur mehrere Faktoren zusammenwirken können, wird die Zurückführung des exzentrischen Dickenwachstums auf die bewirkenden Ursachen recht erschwert. So sollen z. B. nach Massart¹) — allerdings nicht genügend begründeten Angaben — bei den Bretterwurzeln von *Sterculia* die folgenden Faktoren in Betracht fallen: „tout près du tronc la pesanteur, la lumière et l'excitant interne superposent leurs effets; plus loin, il n'y a plus en jeu que la pesenteur et la lumière; enfin dans la partie souterraine, la pesenteur agit seule". Wirken mehrere Faktoren in gleichem Sinne, so addieren sie sich; wirken sie entgegengesetzt, so werden sie sich ganz oder teilweise aufheben können. Die Sache wird dadurch weiter kompliziert, daß beim Zusammenwirken zweier bestimmter Reize nach Bücher²) bei den einen Pflanzen der eine, bei anderen der andere Reiz überwiegt. Die Schwierigkeiten würden noch gesteigert, wenn nach den Angaben Hartigs Weißholz nur durch Längszug, Rotholz aber außer durch Längs-

---

¹) Massart, l. c. p. 49.

²) Bücher, l. c. p. 295.

druck auch durch den Schwerkraftreiz entstehen könnte. Es würden dann verschiedene Faktoren Exzentrizitäten verursachen, die makroskopisch gleich erscheinen, die auch eine gleiche anatomische Ausbildung der einen Seite zeigen, während die andere Seite anatomisch verschieden gebaut ist. Mag auch durch fortgesetzte Untersuchungen die Kenntnis der bewirkenden Ursachen wesentlich gefördert werden, so dürfen die beim exzentrischen Wachstum auftretenden Verschiedenheiten in der Zellbildung, dem Flächen- und Dickenwachstum der Wände auf den antagonistischen Seiten nicht auf eine durchgreifende, kausalmechanische Erklärung hoffen, so lange ein tieferer Einblick in die Mechanik des Wachstums fehlt.

Teleologische Erklärungsversuche.

Besser als mit der kausalmechanischen steht es mit der teleologischen Erklärung.[1])

Bei den verschiedensten Fällen von exzentrischem Dickenwachstum finden wir mit großer Regelmäßigkeit den Querschnitt elliptisch und die große Achse in die Krümmungsebene oder die Richtung der biegenden Kraft eingestellt.[2]) Auch ohne irgend welche anatomische Differenzierung der antagonistischen Seiten würde hierdurch eine Erhöhung der Biegungsfestigkeit erzielt. Durch die Verlegung des stärkeren Dickenwachstums auf die konkave Seite der Wurzelkrümmung, wie der bajonett- oder schlangenförmigen Stamm- und Astkrümmung wird eine Ausgleichung derselben bewirkt und dadurch an Material gespart, an Stämmen und Ästen außerdem durch Reduktion des Hebelarmes die Bruchgefahr vermindert. Teleologisch ist auch ohne weiteres verständlich, daß die Exzentrizität in der Mitte der Krümmung am stärksten ist und gegen die Enden hin mehr und mehr abnimmt. Ganz gleich verhält es sich mit der Förderung des vertikalen Astdurchmessers und der Abnahme der Exzentrizität von der Basis nach der Spitze eines horizontalen Astes. Das exzentrische Dickenwachstum an Krümmungsstellen erinnert unwillkührlich an den Autotropismus; durch eine tropistische oder gewaltsame Krümmung wird die Konkavseite zu stärkerem Längenwachstum gereizt, das am Klinostaten zu einer Geradstreckung führt. Hat das Längenwachstum sein Ende erreicht oder ist die Krümmung gewaltsam fixiert, so ist die Aufhebung derselben nur noch durch exzentrisches Dickenwachstum möglich, das dann auch tatsächlich erfolgt.

---

[1]) Vgl. Ursprung, Die Erklärungsversuche des exzentrischen Dickenwachstums. (Biolog. Centralbl. 1906. Bd. XXVI. p. 267.)

[2]) An den Krümmungsstellen der eingangs untersuchten Wurzeln, übertraf der Durchmesser in der Krümmungsebene den senkrecht dazu gestellten bei *Picea* im Maximum um das doppelte, bei *Fagus* um das dreifache. Ein Zusammenhang zwischen der Stärke der Exzentrizität u. der Verschiedenheit der Durchmesser ließ sich nicht feststellen.

Größere Schwierigkeiten bietet es, den Sinn der Exzentrizität an horizontalen Ästen oder einfach aufwärts gekrümmten Stämmen und die anatomischen Verschiedenheiten der antagonistischen Seiten zu deuten. Das Vorhandensein von Rotholz auf der Druckseite und von Weißholz auf der Zugseite läßt sich mit den mechanischen Eigenschaften dieser Holzarten in Zusammenhang bringen.

Sonntag fand die Zugfestigkeit des Weißholzgewebes größer als die des Rotholzgewebes; ebenso war die Zugfestigkeit der Weißholzwände größer als die Zugfestigkeit der Rotholzwände. Umgekehrt ergab sich die Druckfestigkeit des Rotholzgewebes größer als die des Weißholzgewebes und die Druckfestigkeit der Rotholzwände größer als die der Weißholzwände. Die Verlagerung des Weißholzes auf die Zugseite und des Rotholzes auf die Druckseite leuchtet daher ein und man begreift, daß bei derselben biegenden Kraft ein Fichtenast sich weniger senkte in natürlicher (Weißholz oben) als in inverser Lage. In diesem Falle war allerdings die Elastizitätsgrenze etwas überschritten. Innerhalb der Elastizitätsgrenze ließ sich oft kein Unterschied in den Biegungsverhältnissen nach oben und unten feststellen, während er in anderen Fällen zu konstatieren war.[1]). Immerhin zeigte sich auch jetzt in natürlicher Lage die maximale Belastungsmöglichkeit (ohne dauernde Verbiegung) größer. Sonntag kommt somit zu dem Resultat, daß an Koniferenästen in der natürlichen Lage die Elastizitätsgrenze höher liegt und daß bei Biegungen über die Elastizitätsgrenze hinaus die Biegungsfestigkeit größer ist. In diesen Feststellungen liegt die teleologische Erklärung dafür, daß das Rotholz auf der Unterseite und das Weißholz auf der Oberseite sich findet. Dagegen bleibt es dunkel, wozu die Koniferen mehr Rotholz bilden als Weißholz. Um einen Einblick zu bekommen in die physiologische Bedeutung der Hyponastie bei Koniferen und der Epinastie bei Laubhölzern, verglich ich die Größe der Druckfestigkeit der Druckseite mit der Größe der Zugfestigkeit der Zugseite.[2]) Es ergab sich, daß an einem stark exzentrischen Piceastamm die Zugfestigkeit des Gewebes auf der Zugseite bedeutend größer war als die Druckfestigkeit des Gewebes auf der Druckseite und so schien es denn zweckmäßig, die schlechtere Qualität des Gewebes auf der Druckseite durch eine größere Quantität, d. h. durch Hyponastie, auszugleichen. Genau die entgegengesetzten Festigkeitsverhältnisse fand ich an einem Eriodendronast, der auch tatsächlich einen stark epinastischen Bau besaß. Geringer waren die Unterschiede bei einem Fagusstamm, wo aus anderen Gründen (möglichst ökonomische Verwertung des Baumaterials) Epinastie nützlich erscheinen konnte. Ich gelangte zu dem folgenden Resultat:

Ist die Ober- (= Zug-)Seite bedeutend widerstandsfähiger gegen Zug als die Unter (= Druck-)Seite gegen Druck, so erscheint Hyponastie am zweckmäßigsten *(Picea)*. Besitzt dagegen die Unter- (= Druck-)Seite eine viel größere Widerstandsfähigkeit gegen Druck als die Ober (= Zug-) Seite gegen Zug, so erscheint Epinastie am zweckmäßigsten *(Eriodendron)*. In beiden Fällen wird die geringere Qualität des Gewebes durch eine größere Quantität ersetzt. Ist die Qualität auf beiden Seiten ungefähr gleich, oder übersteigt — wie das häufig im Pflanzenreich vorkommt — die mechanische Festigkeit eines Gewebes oder Organs bedeutend seine mechanische Beanspruchung, ist also durch den Besitz ausreichender Festigkeit eine fundamentale Existenzbedingung der Pflanze gesichert, so können andere Momente, wie z. B. die Materialersparnis, bestimmend eingreifen. Mit den vorliegenden Festigkeitsbestimmungen steht mein Erklärungsversuch jedenfalls in Übereinstimmung. Da die bisherigen Messungen sich aber nur auf wenige Spezies erstrecken, so müssen weitere Untersuchungen zeigen, ob ein Generalisieren erlaubt ist oder nicht.

---

[1]) Sonntag, l. c. p. 87ff. — Hartig, Holzuntersuchungen. — Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1901.)

[2]) Ursprung, Untersuchungen über die Festigkeitsverhältnisse an exzentrischen Organen etc. (Beih. z. bot. Centralbl. Bd. XIX. 1906. p. 393.)

Erwähnt sei noch die Behauptung Metzgers, daß die Hyponastie der Koniferen aus der großen Druckfestigkeit des Koniferenholzes und die Epinastie der Laubhölzer aus der großen Zugfestigkeit des Laubholzes sich erkläre. Da Metzger keine Festigkeitsbestimmungen der Ober- und Unterseite ausgeführt hat und da die vorliegenden Messungen der Zug- und Druckfestigkeit der Metzgerschen Behauptung widersprechen, so braucht auf dieselbe nicht näher eingegangen zu werden.

An dieser Stelle müssen wir auch die Frage streifen, ob die Werte des Festigkeitsmoduls als Ausgangspunkt für teleologische Erklärungsversuche dienen können, oder ob sie durch den Tragmodul zu ersetzen sind. Für die von Schellenberg[1]) untersuchten Holzfasern aus dem Holze unserer gewöhnlichen Laub- und Nadelhölzer fallen nach den Angaben des erwähnten Autors Tragmodul und Festigkeitsmodul zusammen. Eine Dehnbarkeit über die Elastizitätsgrenze hinaus findet nicht statt. Sonntag[2]) erwähnt dagegen, daß bei technischen Untersuchungen für Biegung ein Überschreiten der Elastizitätsgrenze ohne Bruch konstatiert worden ist und ermittelt für Weiß- und Rotholz eine, allerdings nur geringe dauernde Veränderung vor dem Bruch. Auch zeigte er, daß ein Fichtenast sowohl in natürlicher wie in inverser Lage ohne Bruch über die Elastizitätsgrenze hinaus gebogen werden kann. Zweifellos finden durch Schneedruck häufig dauernde Formveränderungen statt und ebenso dürfte starker Wind in ähnlichem Sinne, wenn auch weniger intensiv wirken. Wenn also auch für gewöhnlich, wie ja schon Schwendener gezeigt hat, Tragmodul und Festigkeitsmodul zusammenfallen, so kommt doch offenbar gerade bei Holzpflanzen nicht selten eine Überschreitung der Elastizitätsgrenze vor. Für alle diese Fälle ist nun offenbar die

---

[1]) Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXIX. 1896. p. 244.)

[2]) Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- u. Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXXIX. 1903. p. 87 u. 91.)

Verwertung des Festigkeitsmoduls berechtigt, wenn auch zweifellos die Ermittlung des Tragmoduls deshalb nicht weniger wünschenswert erscheint.

Bei der weitgehenden Zweckmäßigkeit in der Bildung und Anordnung der mechanisch wirksamen Zellen muß es auffallen, daß Bretterwurzeln auf ihrer auf Druck beanspruchten Oberseite ein Holz ausbilden, das sich schon aus der anatomischen Struktur als wenig widerstandsfähig gegen Druck erweist. Natürlich kann auch ein schlechtes Material, wenn es in großer Menge vorkommt, eine große mechanische Bedeutung erlangen und es steht der Deutung nichts im Wege, daß der Baum hier durch Quantität ersetzt, was an Qualität mangelt. Es bleibt aber doch die Frage offen, wozu gerade in diesen Bretterwurzeln, denen man ziemlich allgemein eine mechanische Funktion zuerkennt, ja die man vielfach als typische Beispiele für Strebepfeiler sogar in Lehrbüchern abgebildet findet, wozu also gerade hier ein Gewebe ausgebildet wird, das durch eine sehr geringe mechanische Leistungsfähigkeit sich auszeichnet. Die übliche teleologische Deutung der Bretterwurzeln geht von der zweifellos richtigen Ansicht aus, daß eine Verstärkung der Stammbasis die Festigkeit des ganzen Baumes erhöht. Eine solche Erhöhung der Festigkeit hat aber nur dann einen Sinn, wenn ohne sie der Baum gefährdet wäre. Man müßte also untersuchen, ob bei einem heftigen Sturm die Stammbasis so stark beansprucht werden kann, daß sie ohne Bretterwurzeln bricht, während sie mit Bretterwurzeln intakt bleibt. Derartige Untersuchungen sind mir nicht bekannt, doch dürften in forstlichen Kreisen Erfahrungen vorliegen, welche zur Lösung dieser Frage beitragen können. Die mir vorliegenden Abbildungen von Buchen- und Fichtenstämmen, die der Sturm geknickt hat, besitzen die Bruchstelle ziemlich weit über dem Boden und haben somit, obschon Bretterwurzeln zu fehlen scheinen, eine ausreichend feste Stammbasis. Auch ist ja allgemein bekannt, daß die Basis des Stammes den Dimensionen eines Trägers von gleichem Widerstande nicht entspricht, sondern daß der Durchmesser in Wirklichkeit größer ist als die Gleichung es verlangt. Der Sinn einer nochmaligen Verstärkung dieser schon übernormal gefestigten Stammbasis will daher nicht recht einleuchten. Man gewinnt jedenfalls den Eindruck, daß die Hauptfunktion der Bretterwurzeln auch außerhalb der mechanischen Festigung liegen könnte; ob sie auf den Gebieten der Speicherung, der Leitung oder anderswo[1]) zu suchen ist, darüber läßt sich allerdings zur Zeit nichts sicheres aussagen.

Verständlich sind dagegen die großen, dünnwandigen Zellen auf der Konkavseite gekrümmter Wurzelpartien, die keine große mechanische Beanspruchung erleiden. Hier wird es sich aus ökonomischen Gründen einzig und allein um eine möglichst rasche Ausgleichung der Krümmung handeln, was natürlich am besten durch die Erzeugung weitlumiger, dünnwandiger Zellen geschieht.

---

[1]) Vgl. auch Haberlandt, Botanische Tropenreise. I. Aufl. p. 104 u. Schimper, Pflanzengeographie. p. 328.

Daß endlich auch bei Krautpflanzen die anatomisch verschiedene Ausbildung der antagonistischen Seiten einer teleologischen Erklärung zugänglich ist, habe ich in einem kleinen Aufsatz ¹) gezeigt, auf den hier verwiesen sei.

---

¹) Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums an Krautpflanzen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1906. p. 498.)

26 NOV. 1912

Beihefte

zum

Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXIX.

Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 2.

1912
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 14. Dezember 1912.

Inhalt.

Seite

Funk, Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen. Mit 5 Tafeln . . . . 219—297

Oberstein, Über den Bau der Blattspitzen der *Mesembrianthema-Barbata*. Mit 2 Tafeln . . . . 298—302

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes M. 16.—.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Beiträge zur Kenntnis der mechanischen Gewebesysteme in Stengel und Blatt der Umbelliferen.

Von

Georg Funk, Gießen.

Mit Tafel I—V.

Einleitung.

Vorliegende Arbeit ist das Ergebnis einer Reihe von Untersuchungen, die von Winter 1906/07 bis Sommer 1908 zum größten Teil im botanischen Institut zu Gießen ausgeführt wurden. Es lag denselben zuerst die Absicht zugrunde, die Beziehungen der anatomischen Merkmale der Umbelliferen unter genauester Berücksichtigung der biologischen Verhältnisse zum natürlichen System näher kennen zu lernen. Die Fragen der systematischen Anatomie, mit denen sich Trécul[1]), Géneau de Lamarlière[2]), van Noenen[3]), Drude[4]), Nestel[5]) u. a. beschäftigt hatten, wollte ich nach allgemeineren Gesichtspunkten behandeln. Ich begann meine Arbeit damit, das zur Verfügung stehende Alkohol- und lebende Material nach allen Richtungen hin anatomisch zu untersuchen. Sehr bald kam ich zur Erkenntnis — auch durch das Studium der einschlägigen Literatur —, daß für die anatomisch-systematische Scheidung der Umbelliferen-Untergruppen das mechanische Gewebe nächst den Sekretbehältern die wichtigsten Gesichtspunkte abgeben könne. Deshalb beschränkte ich mich darauf, das mechanische Gewebesystem allein zu studieren. Dabei ergaben sich aber bald ungeahnte Schwierigkeiten. Es war unmöglich, den ganzen Formenkreis der Umbelliferen seiner Struktur nach in der mir zur Verfügung stehenden Zeit und an dem mir vorliegenden Material kennen zu lernen. Da bekanntlich in den feineren Merkmalen innerhalb kleiner Gruppen und auf den ersten Blick auch in den wichtigeren Merkmalen eine so starke Verschiedenheit der Typen, eine fast regel- und gesetzlose Modifikation herrscht, bin ich der Ansicht geworden, daß eine nahezu vollständige Kenntnis der Formen zur Abgabe eines systematisch wertvollen Urteils unbedingt nötig ist. Oft tritt der Fall ein, daß an einer bisher noch nicht untersuchten Spezies Verhältnisse aufgedeckt werden, die plötzlich Licht in die Systematik der betreffenden Gruppe werfen, oder die bereits aufgestellten systematischen Urteile wieder als irrig erscheinen lassen. Die Autoren, die sich bis jetzt mit diesem Stoffe, der systematischen Deutung der Umbelliferenanatomie, befaßt haben, sind zu keinen bedeutenden Resultaten gekommen. Das Bestreben, ein auf anatomische Verhältnisse der Vegetationsorgane aufgebautes System für die Umbelliferen zu schaffen, hat schon mehrmals zur Aufstellung von Gruppen geführt, unter die sich alle Umbelliferen nach ihren anatomischen Merkmalen einordnen lassen sollen. Besonders berücksichtigt wurde hierbei die Lage der Sekretkanäle, worauf Trécul seine Gruppen begründet, dann aber auch besonders das Fehlen oder Vorhandensein markständiger Gefäßbündel in Verbindung mit den Lageverhältnissen der Sekretkanäle. Schon G. de Lamarlière hatte einen besonderen Weg eingeschlagen. Er spricht der Reihe nach die natürlichen Gruppen der Umbelliferen durch und sucht das natürliche System, das sich auf morphologische Merkmale der Blüten und Früchte aufbaut, auch durch Befunde in der Struktur der Vegetationsorgane zu ergänzen. Auch van Noenen hat uns in der Zusammenstellung seiner Resultate für die einzelnen natürlichen Gruppen charakteristische anatomische Merkmale angegeben. Letzterer Arbeit ist das Verdienst nicht abzusprechen, daß sie uns den Weg zeigt, die Hauptunterschiede zu erkennen, die zwischen dem anatomischen Verhalten der drei Unterfamilien bestehen, den Hydrocotyloideen und Saniculoideen¹) auf der einen, den Apioideen auf der anderen Seite. Dennoch hat van Noenen wohl zu einseitig die Stengelanatomie berücksichtigt und wäre sicher zu wertvolleren Ergebnissen gelangt, wenn er auch die Blattanatomie vergleichsweise herangezogen hätte. (Ich hoffe, unter Berücksichtigung entwicklungsgeschichtlicher Tatsachen, in die uns Haberlandt und Ambronn²) eingeführt haben, an andrer Stelle auf die anatomisch-systematische Charakterisierung der Umbelliferen zurückzukommen.)

---

[1]) Trécul, Des vaisseaux propres dans les Umbellifères. (Compt. rend. T. 63. 1866.)

[2]) Recherches morphologiques sur la famille des Umbellifères. Th., Paris 1893.)

[3]) Noenen, F. v., Die Anatomie der Umbelliferen-Achse in ihrer Beziehung zum System.

[4]) Umbelliferen. (Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien. III. 8. 1898.)

[5]) Beiträge zur Kenntnis der Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. [Diss.] Zürich 1905.

Die umfassendste Übersicht über die Familie hat uns in dieser Hinsicht Drude gegeben. Wie die Arbeit von Nestel zeigt, lassen sich die einzelnen Arten aus den verschiedensten natürlichen

---

¹) Systematische Gliederung der Umbelliferen nach Drude (l. c. p. 114. 115).

²) Vergl. Literaturverzeichnis am Schluß der Arbeit.

Gruppen sehr gut in das Drudesche System einordnen und danach bestimmen. Es ist ein künstliches System, das die Frage nach den natürlichen verwandtschaftlichen Gruppen ganz außer acht läßt und in dem oft genug ganz heterogenes nebeneinander gestellt werden muß. Mir war es vorerst darum zu tun, den systematischen Wert der einzelnen Gewebemodifikationen festzustellen, um die Beziehungen der Anatomie zum natürlichen System daran anknüpfend sicherer verfolgen zu können. Das konnte unter Umständen schon an einer kleineren Anzahl frisch untersuchter Objekte geschehen.

Die Werke der erwähnten Autoren waren für mein Thema in erster Linie zu benutzen. Auf die ältere Literatur hier einzugehen, halte ich für erläßlich, weil dieselbe von Lamarlière und Drude vollauf verwertet ist.[1] Die Literatur, die ich in biologischen und physiologischen Fragen herangezogen habe, ist in den betreffenden Abschnitten meiner Arbeit zitiert.

Ich ließ mich bei meinen Untersuchungen von der Frage leiten, ob diese Mannigfaltigkeit der Anatomie im Stamm sowohl wie im Blatt, die in der Hauptsache auf die Qualität und Konstellation der einzelnen Stereome zurückzuführen ist, überhaupt für die Systematik verwertet werden kann. Wir sehen, daß das Ziel der Pflanze, ihren Gliedern die nötige Festigkeit zu gewähren, innerhalb ganz kleiner Gruppen auf die verschiedenste Art erreicht wird; es fragt sich nun, sind diese verschiedenen Modifikationen, die „Typen" Schwendeners, reine Anpassungserscheinungen an äußere Verhältnisse oder nicht, so daß sich die Systematik in letzterem Falle ihrer mit Recht als Charaktere dieser und jener Gruppe bedienen kann. Um sich aber überhaupt ein Urteil über die Brauchbarkeit der Merkmale des mechanischen Systems für die Systematik zu verschaffen, war es unerläßlich, durch Untersuchungen biologischer Natur diese auf ihre Abhängigkeit von äußeren Einflüssen hin zu prüfen. Ich habe deshalb versucht, durch eine Reihe anatomisch-biologischer Beobachtungen, stete Beachtung der Standortsverhältnisse, sowohl der Art wie des Individuums, diese Seite näher zu beleuchten. Weiterhin bin ich auf Verhältnisse in dorsoventralen Organen gestoßen, die bisher völlig unbeachtet geblieben sind. Sie entbehren jeglichen Zusammenhangs mit systematischen Fragen, dürften jedoch, da sich die Verholzung des subepidermalen Kollenchyms offenkundig abhängig erweist von dessen Lage auf Ober- oder Unterseite eines plagiotropen Organs, als Beitrag zur Kenntnis der Verholzungserscheinungen überhaupt von allgemeinerem physiologischen Wert sein.

Ich hatte in der Literatur vielfach mit Unklarheiten der Terminologie zu kämpfen; vor allem sind es die Bezeichnungen Bast, Sklerenchym, sogar auch Kollenchym, die durchaus nicht einheitlich gebraucht werden.

Erwähnt sei beispielsweise nur, daß Pick[2] die subepidermalen

---

[1] Eine übersichtliche Zusammenstellung der Literatur über Umbelliferen-Anatomie findet man bei G. Lamarlière. p. 18 ff.

[2] Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. [Dissert.] Bonn 1887. p. 15.

Stränge von *Foeniculum officinale, Anethum graveolens* und *Seseli annuum* für Sklerenchym erklärt, die doch zweifellos typisches Kollenchym darstellen, und van Noenen die Bündel gleicher Lage bei verschiedenen *Peucedanum* für Kollenchym ansieht, obwohl hier infolge der Verholzung die Bezeichnung sklerotische Faser[1]) vorteilhafter gewesen wäre.

Gerade die Erscheinung, daß die Kollenchymzellen oft verholzen und dadurch in sklerotische Fasern übergehen, ist, obwohl für Umbelliferen längst bekannt, viel zu oberflächlich untersucht worden. Wohl erwähnt G. de Lamarlière dieselbe für verschiedene Gattungen, z. B. *Peucedanum*, aber bei anderen Gruppen, wie den *Oenanthe*, übersieht er sie ebenso wie die früheren Autoren und auch Nestel vollständig.

Auch van Noenen findet keinen Unterschied zwischen dem Kollenchym von *Siler trilobum* und den subepidermalen verholzten Bündeln von *Peucedanum officinale*[2]), wie aus seinen Abbildungen hervorgeht. Vielleicht bieten sich gerade in der Fähigkeit einzelner Gruppen, ihr Kollenchym zu verholzen, manche Anknüpfungspunkte für die Systematik, wenn dieselben auch nicht gerade in erster Linie zu verwenden sind.

Auch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen habe ich vorgenommen, aus zwei Gründen. Die grundlegenden Untersuchungen Haberlandts und Ambronns scheinen mir ganz besonders dazu angetan, Licht in das anatomische Verhalten der drei großen Unterfamilien zu bringen. Ich glaube nachweisen zu können, daß die von van Noenen aufgestellte anatomische Charakteristik der drei Unterfamilien gegeneinander mit kleinen Änderungen sich sicherer und natürlicher aus der Entwicklungsgeschichte der hypodermalen Stereome ergibt. Die betreffenden Untersuchungen konnten leider noch nicht zum Abschluß gebracht werden und seien einer späteren Veröffentlichung vorbehalten. Der zweite Grund, der mich zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen veranlaßte, ist der, daß eine genaue Berücksichtigung des Alters der Pflanzenteile und damit auch ihrer Gewebe für systematisch-anatomische Studien dringend geboten erscheint. Auf eine ungenaue Berücksichtigung des Alters des betreffenden Gewebes sind, glaube ich, manche Irrtümer in der Literatur zurückzuführen.

Diesen orientierenden Erörterungen gemäß gliedert sich meine Arbeit in sechs Hauptabschnitte. Im ersten habe ich es unternommen, eine scharfe Sonderung zu treffen zwischen den einzelnen Arten mechanischer Zellen, unter steter Betonung ihres Verholzungsgrades. Daran anschließend bringt der zweite eine kurze Zusammenstellung der Gestalts- und Lageverhältnisse der verschiedenen Stereome unter ausgiebiger Verwertung der Ergebnisse früherer Autoren. Im folgenden komme ich auf die Verteilung der einzelnen Stereomsysteme auf den ganzen Pflanzenkörper zu sprechen. Ich erörtere darin den Unterschied zwischen dem mechanischen Bau unterer und oberer Internodien sowie die Frage, in welchem Umfang und welcher Gestalt sich das mechanische System aus dem Blattstiel in den Stengel fortsetzt — biologisch interessante Verhältnisse, über die ich in der Literatur kaum Angaben gefunden habe. Der vierte Abschnitt behandelt nur die physiologische Frage, wie sich das mechanische System in plagiotropen Organen verhält, in denen ein mechanischer Unterschied zwischen Ober- und Unterseite besteht. Der fünfte handelt von dem Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Stereome, sucht in erster Linie die Frage zu beantworten, ob die Verholzung des peripheren Systems etwa von der Natur des Standortes abhängig ist. Der letzte Abschnitt enthält die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen.

---

[1]) cf. De Bary. Vergl. Anat. p. 127 sowie 140, 141.

[2]) Der von van Noenen gegebene schematische Querschnitt durch den Stengel von *Peucedanum officinale* ist unrichtig. Die betreffende Abbildung stellt wohl einen solchen durch den Blattstiel dar; daher rührt auch die Angabe in Solereders „Systematischer Anatomie", *Peucedanum officinale* besitze markständige Gefäßbündel (p. 478).

Ich habe etwa 30 einheimische Umbelliferenarten von natürlichen Standorten gesammelt und bei ihrer Untersuchung sorgfältig bei jedem Individuum die Standortsverhältnisse in Betracht gezogen. Einige weitere 40 Arten standen mir lebend im Gießener botanischen Garten zur Verfügung. Im übrigen habe ich an Herbarmaterial aus dem Herbarium des Gießener botanischen Instituts an einer größeren Anzahl von Arten die Beobachtungen am lebenden Material zu ergänzen gesucht. Einzelbeobachtungen bringe ich in meiner Arbeit nur da, wo sie von allgemeinerer Bedeutung sind. Somit enthält die Arbeit nur die allgemeinen Ergebnisse meiner Untersuchungen, die ich als Richtlinien für spätere spezielle systematische Studien angesehen haben möchte.

Meinem verehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Hansen, der mich zur vorliegenden Arbeit anregte, deren Fortschritte stets mit größtem Interesse verfolgte und mich mit wertvollem Rat förderte, spreche ich auch hier meinen herzlichsten Dank aus.

I. Zellformen.

Bei der übersichtlichen Darstellung der Zellformen beginne ich mit dem Kollenchym, was sich aus entwicklungsgeschichtlichen Gründen rechtfertigen dürfte. Eigentliche typische Kollenchymzellen, also solche, die bei langgestreckter Gestalt eine Verdickung ihrer Wände nur in den Kanten aufweisen, sind im fertigen Stadium der Umbelliferenstruktur verhältnismäßig selten. Formen, wie sie das bekannte Beispiel *Impatiens* darbietet, findet man im Stengel von *Selinum Carvifolia, Heracleum Sphondylium,* sehr hübsch auch im Blattstiel von *Angelica silvestris* (Taf. I, Fig. 1 und 2), hier allerdings nur in den direkt unter der Epidermis der Oberseite liegenden Schichten. Auch der Blattgrund von *Eryngium agavifolium* sei hier erwähnt. Durch die Wandverdickung nur in den Kanten bleibt das mehr oder weniger eckige Zellumen erhalten.¹) Auch

---

¹) cf. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. 1898. p. 139 ff.

ist hervorzuheben, daß bei diesen Kollenchymzellen — sie leiten sich meist von Zellen des Grundmeristems her, gehen also nicht unmittelbar aus einem Prokambium hervor — die Querwände meist senkrecht zur Achse des Organs stehen, die ganze Zelle dadurch also prismatische Gestalt behält. Lebendiges Protoplasma, hier und da auch das Vorhandensein von Chlorophyllkörnern, sind weitere Eigenschaften dieser Zellform, die ich nur beiläufig anführe. Hier wären auch die von Ambronn[1]) beschriebenen Kollenchymzellen im Stengel von *Melanoselium decipiens* zu erwähnen, die aus Phelloderm entstehen und kurze prismatische Gestalt besitzen.

Denkt man sich nun die Wandverdickung in den Kanten innen breiter werdend, so daß sie sich mit der Verdickung in der benachbarten Kante berührt unter Verschwinden des unverdickten Streifens in der Längswandung, so erhält man die Form der Kollenchymzelle, die sich bei der großen Masse der Umbelliferen in den oberflächlichen Schichten ihrer Organe findet. Diese Form von Kollenchymzellen besitzt im Querschnitt meist abgerundetes Zellumen. Die Zellen sind bedeutend länger gestreckt und erreichen gewöhnlich eine Länge von 1—2 mm. An den Enden sind sie scharf zugespitzt und können, was den Querdurchmesser ihres Lumens anlangt, in bedeutenden Grenzen schwanken. So sind beispielsweise die Kollenchymzellen in Stengel, Blattstiel und Blattrippe von *Ammi maius*, *Petroschinum sativum*, vielen Seseli- und Bupleurumarten (Taf. I, Fig. 3 und 4) sehr englumig, während sie bei manchen Wasserpflanzen, wie *Cicuta virosa* (Taf. I, Fig. 5) *Oenanthe Phellandrium* und *Sium latifolium* mitunter, besonders am Grunde des Stengels und der Blattstiele grundständiger Blätter, recht ansehnliches Lumen erreichen. Das Verschwinden des obenerwähnten unverdickten Streifens in der Mitte der Längswände macht bei dieser Form des Kollenchyms die Anlage von Tüpfeln notwendig. Es ist jedoch zu bemerken, daß dieselben meist nur in geringer Größe und Anzahl ausgebildet werden. Einigermaßen gut und in verhältnismäßig größerer Anzahl sind sie bei *Ferula Ferulago* zu beobachten. Es ist hervorzuheben, daß diese Kollenchymzellen, deren Gestalt also die lang zugespitzte Spindel ist, eine sekundäre Kammerung durch dünne horizontale Querwände aufweisen. Sie schließen so bei vielen Apioideen, *Seseli*, *Anthriscus* u. s. w. meist dicht aneinander. Aber auch sogenanntes Lückenkollenchym[2]) findet sich, so besonders im Stengel der Eryngien mit unverholztem subepidermen Kollenchym, z. B. *Eryngium planum*. Carl Müller[3]) bezeichnet das ebenfalls in diese Gruppe gehörige subepidermale Kollenchym von *Astrantia maior* als Plattenkollenchym, weil die Kollenchymverdickungen nur auf den tangentialen Längswänden vorhanden sind, die, aneinanderschließend, größere unter der Epidermis ausgebreitete Platten darstellen.

Diesen echten Kollenchymzellen stehen Zellformen sehr nahe, die als kollenchymähnliche zu bezeichnen wären. Als Beispiel, welches einen gewissen Übergang bildet, möge das Hypoderm im Stengel von *Sanicula europaea* dienen. Es ist dies ein äußerst dünnwandiges Stereomgewebe, das bei deutlicher Kantenverdickung an einigen Stellen sich von echten Kollenchymzellen nur durch die außerordentlich geringen Wandverdickungen unterscheidet. Die Zellen sind bei etwas schrägen Querwänden langgestreckt. Fast ebenso sehen auch die Zellen aus, die im Blattstiel derselben Art die Siebteile der Gefäßbündel nach außen abschließen und bisweilen als geschlossene Scheide ein ganzes Gefäßbündel einhüllen. Von den besprochenen Zellen im Stengel unterscheiden sich diese durch ihr bedeutend engeres Zellumen, das im Durchschnitt höchstens etwa halb so weit ist als dasjenige echter Kollenchymzellen. Gestalt und genau längsgestellte Tüpfel hat es mit den spindelförmigen Kollenchymzellen gemein. Diese Zellform bildet gewöhnlich nur Leptombelege in Stengeln oder wie außer bei *Sanicula europaea* auch bei *Ligusticum scoticum* (Taf. I, Fig. 8) u. a. ganze Gefäßbündelscheiden in den Blattstielen und Spreiten.

---

[1]) l. c. p. 485.

[2]) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. p. 140.

[3]) Nach Haberlandt, l. c. p. 140.

Werden dann die Wände dieser Zellform dicker, wobei unter Verschwinden eigentlicher Kantenverdickung die Auflagerung von Zellulose nach Art der Sklerenchymzellen auf der Zellwand gleichmäßig erfolgt, dann kommt eine Form heraus, wie sie die Leptombelege ganz am Grunde des Stengels von *Heracleum Sphondylium* (Taf. I, Fig. 9 und 10) darbieten. Spindelform und deutliche Tüpfelung charakterisieren diese Zellform. Ebenso sind die Gefäßbündel an derselben Stelle dieser Pflanze nach dem Marke hin von Gewebe aus solchen Zellen abgeschlossen. Auch *Anthriscus silvestris* und *Eryngium campestre* zeigen an den gleichen Stellen ihres Stengels dieselben Zellen. Der Grund, weshalb ich diese Zellform zu den kollenchymähnlichen stelle, ist der, daß sie, mit den entsprechenden Reagenzien behandelt, dieselben Erscheinungen zeigt wie alle anderen kollenchymatischen Formen.

Die Wände aller bis jetzt angeführten Zellenarten zeigen die Eigentümlichkeit, daß sie keine Safraninfärbung annehmen. Weiterhin werden sie auch bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure und mit schwefelsaurem Anilin in keiner Weise gefärbt, ein Beweis dafür, daß sie nicht verholzt sind. Demgemäß färben sie sich mit Chlorzinkjodlösung stets violett bis blau.

Die im folgenden zu besprechenden Zellformen zeigen stets die charakteristischen Holzstoffreaktionen. Alle nehmen sie lebhafte Safraninfärbung an, werden bei Behandlung mit Phloroglucin und Salzsäure violettrot, mit schwefelsaurem Anilin hellgelb und mit Chlorzinkjodlösung dunkelgelb. Im allgemeinen werden diese Zellformen die Bezeichnung sklerotische Fasern bei schwacher, Sklerenchymzellen und -fasern bei stärkerer Verholzung verdienen.

Den Übergang von typischen Kollenchymzellen zu diesen verholzten Formen bilden z. B. die äußersten Schichten der subepidermalen Stränge von *Eryngium campestre*[1]) (Taf. II, Fig. 4) oder in gleicher Weise die Zellen der Bündel auf der Unterseite der Blattstiele von *Angelica silvestris*[1]) (Taf. I, Fig. 6 und 7). Man erkennt an diesen ganz deutlich die typische ursprüngliche Kollenchymverdickung.[2]) Diese ist infolge der Spannungen durch das Wachstum abgerundet, damit natürlich auch das Zellumen. Zugleich aber bemerkt man einen im Innern der Zelle aufgelagerten dünnen Beleg, der sich optisch durch sein anderes Lichtbrechungsvermögen von der primären Verdickung abhebt. Diese im Querschnitt wie ein dünner Ring sich darbietende sekundäre Verdickungsschicht oder tertiäre Wandschicht besteht aus verholzter Zellulose, wie sich aus der Reaktion mit schwefelsaurem Anilin und den anderen hierfür in Betracht kommenden Reagentien ergibt.

---

[1]) Die von Ambronn l. c. p. 487 gemachte Angabe, daß im Blattstiel von *Eryngium campestre* nur der eine Teil der peripherischen Bündel später verholze, stellt nicht das definitive Stadium dar.

Daß diese Zellform tatsächlich verholztes Kollenchym darstellt, ist leicht aus ihrer Entwicklungsgeschichte zu ersehen, doch soll hierüber erst später genauer berichtet werden. Man sieht sehr oft inmitten eines Kollenchymbündels nur vereinzelte Zellen in dieser Weise verändert. So bestehen z. B. die Stränge der Oberseite im Blattstiel von *Angelica silvestris* zum größten Teil aus Kollenchymzellen, zwischen denen nur einzelne solch sklerotisierte Fasern eingeflochten sind. Ähnliche Fälle finden sich bei vielen anderen Arten, wie in oberen Internodien von *Oenanthe Phellandrium* und *Peucedanum alsaticum*. Von der tertiären verholzten Wandschicht geht dann gewöhnlich die Verholzung auch auf die ursprüngliche Kollenchymverdickung über, was sich in diesem Falle durch allerdings schwache Rötung bei Phloroglucin- und Salzsäurebehandlung kundgibt. Im übrigen unterscheiden sich so veränderte Zellformen von echten Kollenchymzellen besonders durch den Besitz schräg aufsteigender spaltenförmiger Tüpfel.

Andere Formen kommen nun so zustande, daß die kollenchymatische Verdickungsweise auf einem früheren Stadium als bei der eben besprochenen Zellform unterbrochen wird, während die verholzende innerste Schicht der Zellwand dafür um so mehr an Mächtigkeit gewinnt. Beispiele hierfür finden sich im Stengel von *Oenanthe fistulosa* (Taf. II, Fig. 3), *Oe. pimpinelloides* und vieler anderer

---

[1]) Dippel (Das Mikroskop. 2. Teil. Braunschweig 1869. p. 155) gibt an, daß das Kollenchym mancher Umbelliferen (*Angelica silvestris* u. a.) schwach verholze. (Ebenso 2. Aufl. 1898. p. 313.)

Burgerstein (Vorkommen und Entstehen des Holzstoffes. Wiener Akademie, math.-naturw. Klasse. 70. 1874. I. p. 345) bestreitet dies, da er seine Untersuchungen nur an solchen Umbelliferen ausführte, die tatsächlich nur unverholztes Kollenchym besitzen. Hätte ihm jedoch *Angelica silvestris* vorgelegen, dann hätte er sich von der Richtigkeit der Dippelschen Ansicht überzeugen können.

Ebenso bestreitet Behrens (Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen. Braunschweig 1883. p. 283) die Möglichkeit einer Verholzung des Kollenchyms, ohne diesbezügliche Untersuchungen angestellt zu haben.

[2]) Ähnlich umgewandelte Kollenchymzellen finden sich auch in anderen Familien. So nach Haberlandt (Entwicklungsgeschichte. p. 55) bei *Tecoma radicans*, nach Ambronn (l. c. p. 496) bei *Enkea speciosa* und anderen Piperaceen, sowie p. 507 bei *Volkameria inermis*. Ebenso gibt Solereder (Systemat. Anatomie. p. 965) sklerotisiertes Kollenchym an für verschiedene Labiaten (*Salvia interrupta, Monarda rugosa, Prasium maius*) und Piperaceen.

Oenanthearten, des kultivierten *Daucus Carota* und in der Blattscheide grundständiger Blätter von *Heracleum Sphondylium* (Taf. II, Fig. 1, *Skl. C.*). Bei letzterem ist dann oft das Zellumen auf einen äußerst engen Kanal reduziert (Taf. II, Fig. 2). Tritt dann die Auflagerung der verholzenden Schicht im Innern der Zelle in einem noch früheren Stadium der Kollenchymzelle ein, dann entsteht eine Zellform, die sich von der echten Sklerenchymfaser nur ganz wenig unterscheidet. Hierher gehören die Zellformen, aus denen sich die peripherischen Bündel im Stengel vieler Peucedanum-Arten, wie *P. Oreoselinum, P. officinale, P. Chabraei* usw. zusammensetzen.

Auch die Blattstiele derselben Arten, zum Teil auch die Rippen und Ränder der Blattspreiten (Taf. II, Fig. 5), sind mit Strängen aus dieser Zellform ausgerüstet. Die Tüpfel werden bei diesen Formen, da die sklerenchymartige Verdickung schon sehr frühe eintritt, bedeutend zahlreicher. Ein Längsschnitt aus solchem Gewebe sieht dann genau so aus wie ein solcher aus echtem sklerenchymatischen Gewebe. Die Bündel im Blatte von *Eryngium Lasseauxii*[1]) gleichen den Zellen des inneren Sklerenchymringes im Stengel vollständig. Letztere Zellform leitet dann unmittelbar zu den echten Sklerenchymfasern über.

Diese stellen in mechanischer Hinsicht entschieden die wichtigste Zellform dar. Außerhalb des Verdickungsringes findet sie sich weniger häufig. Meist bildet sie hier die sogenannten verholzten Leptombelege. Das Charakteristische für sie ist, daß die Verdickung nach nur angedeuteter kollenchymatischer Kantenverdickung[2]) sofort überall gleichmäßig erfolgt, im Querschnitt also stets die einfache Ringform sich findet, wobei die Mittellamelle dann die stärkste Holzstoffreaktion zeigt[3]). Die Gestalt ist immer die Spindel, die Tüpfel sind spaltenförmig und schräg gestellt. *Silaus pratensis* mag hier als Beispiel dienen, bei welcher Art, ebenso wie bei vielen andern, die Gefäßbündelbelege sich nur aus Zellformen dieser Gruppe zusammensetzen. Das Zellumen und der Querdurchmesser dieser Zellen schwankt gewöhnlich in nicht so großen Grenzen, als dies bei den Kollenchymzellen der Fall ist, doch beobachtete ich im Stengel von *Chaerophyllum temulum* eine sehr englumige Form. In größerer Masse finden sich diese Fasern sodann im Sklerenchymzylinder des Stengels fast aller Umbelliferen.

Hier sind die Elemente, welche den primären Sklerenchymfaserring, der die Gefäßbündel miteinander verbindet (Taf. II, Fig. 3, Skl.; Taf. III, Fig. 1, 2, 3, *Skl.*) mit denjenigen in den verholzten Leptombelegen wohl durchweg übereinstimmend; dagegen besitzen die Zellen, welche sich von sekundärer Kambiumtätigkeit herleiten, mitunter nur schwach schräggestellte Querwände, so im Stengel von *Conium maculatum*.

---

[1]) cf. Möbius, Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen *Eryngien*. Jahrbücher für wissensch. Botanik. XIV. 1883. p. 394 und Taf. XXIII, Fig. 1.

[2]) cf. Haberlandt, Entwicklungsgeschichte. p. 50ff.

[3]) cf. Haberlandt, Physiolog. Pflanzenanatomie. p. 43.

An den Stellen nun, an denen das parenchymatische Grundgewebe sich mit den Sklerenchymfasergeweben berührt, so vor allem an der Grenze zwischen Mark und primärem Sklerenchymring im Stengel, beobachtet man regelmäßig Zwischenformen, die man als sklerotische Zellen bezeichnen muß (Taf. III, Fig. 3, *SklZ.*). Die inneren Enden der Gefäßbündel, die wie z. B. bei *Conium maculatum*, weit ins Mark hineinragen, bilden an diesen Berührungsstellen Zellgestalten, die nach dem Mark hin stets weitlumiger und dünnwandiger werden, und ganz allmählich in Parenchymzellen übergehen. Dabei kommen immer mehr prismatische Formen mit senkrecht zur Längsachse gestellten Querwänden heraus, während die Tüpfel, die bei den sklerenchymatischen Fasern noch schräg gestellt sind, sich mehr abrunden und ebenso wie die Querwände sich nach und nach mit ihrem längeren Durchmesser in die Horizontale legen. Markständige Gefäßbündel sind meistens von solchen sklerotischen Zellformen umhüllt.

Häufig tritt der Fall ein, daß die Parenchymzellen der primären Rinde ihre Zellwand verdicken und verholzen. *Pimpinella magna* (Taf. III, Fig. 6 und 7), *Falcaria Rivini* und andere sind bekannte Beispiele hierfür. Dabei wird, wie man an *Pimpinella magna* sehr deutlich beobachtet, die Gestalt dieser Parenchymzellen sehr wesentlich verändert. Vor allem strecken sie sich ganz außerordentlich in die Länge, während gleichzeitig die Tüpfel sich schräg stellen und enge Spaltenform erhalten. Die Querwände können dabei horizontal bleiben oder auch eine schräge Lage annehmen. Dadurch kommen diese Zellformen dünnwandigen Sklerenchymfasern ziemlich nahe. Kurze, gedrungene Gestalten dieser verholzten Parenchymzellen der primären Rinde finden sich im Stengel und Blattstiel von *Ferula Ferulago*[1]) und vielen anderen Ferulaarten, wo überhaupt eine große Mannigfaltigkeit der Zellformen zu finden ist.

Endlich wären dann noch die etwas an Steinzellen erinnernden Elemente zu erwähnen, die im Vegetationskörper der krautigen Umbelliferen wahrscheinlich selten auftreten. Sehr typische Formen bieten die Blattscheiden grundständiger Blätter, zum Teil auch die untersten Internodien von *Heracleum Sphondylium* und anderen *Heracleum*-Arten. Hier lagert gerade unter der Epidermis (Taf. II, Fig. 1, *hyp.*) eine Schicht von Zellen, die äußerst stark verdickt sind und im Querschnitt verästelte Tüpfelkanäle zeigen. Sonst konnte ich diese Zellform bei keiner anderen Art mehr finden. Damit wäre die Reihe der Zellformen, die in mechanischer Hinsicht in Betracht kommen, erschöpft.

Ich gehe nun dazu über, die einzelnen Gewebekomplexe als solche zu besprechen.

---

[1]) cf. van Noenen. p. 12. Das hier erwähnte aus kolossal verdickten kreisrunden Zellen bestehende zweite Hypoderm ist nichts anderes als die farblose Rinde, deren Zellen zu sklerotischen Fasern umgewandelt sind.

II. Gewebearten und deren Lageverhältnisse.

1. Die peripherischen Stereome (Hypoderme).

Wenn wir uns auch bereits aus der schematischen Zusammenstellung Drudes[1]) ein Bild von den verschiedenen Konstellationen der Stereome im Umbelliferen-Stengel bilden können, so möchte ich mich dennoch noch einmal hiermit befassen. Wiederum will ich den Unterschied zwischen verholztem und unverholztem Gewebe deutlicher zu Tage treten lassen. Während dann Drude aber auch lediglich die Verhältnisse im Stengel berücksichtigt, möchte ich zugleich diejenigen der Blattstiele und Blattspreiten zur Darstellung bringen und die Stereomsysteme dieser drei Glieder möglichst unter gleiche Gesichtspunkte ordnen. Wenn ich dabei unterscheide zwischen mechanischen Geweben der Peripherie (Hypoderme) und solchen des Zentralzylinders (Mestomscheiden, Sklerenchym- und Libriformzylinder), so geschieht dies aus dem Grunde, daß beide — abgesehen davon, daß sie morphologisch scharf zu trennen sind — physiologisch meist ganz verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben. Während im Stengel die subepidermalen Stereome teils dazu dienen, das elastische Gerüst der Achse zu bilden, teils lokalmechanische Aufgaben erfüllen, indem sie die Sekretkanäle und das weiche Leptom gegen gewaltsame Zerstörung schützen, so zeigt das mechanische Gewebe des Zentralzylinders, also in erster Linie der Sklerenchymring durch seine stetige Verholzung an, daß er ausnahmslos zur Schaffung eines starren Skeletts dient. Es sind dies natürlich nur die Verhältnisse, die sich im Großen und Ganzen darbieten. Viele Besonderheiten und interessante Fälle von Funktionswechsel innerhalb der einzelnen Stereome liegen vor, dieselben geben aber keinen Grund, von obiger Einteilung Abstand zu nehmen. Ich werde zunächst die durch konstante Lage ausgezeichneten typischen Stereome schildern, sodann die Gewebeformen erwähnen, die ursprünglich nicht als Festigungsgewebe, sondern in mechanischer Hinsicht als „Füllmaterial" aufgefaßt werden müssen. In einzelnen Fällen können solche parenchymatischen Gewebe durch die oben erwähnte Verdickung und Verholzung ihrer Zellwände gewissermaßen in das System der „Gurtungen" eintreten.

Bei der Schilderung der Gewebeformen sollen die feinere Modifikation der Zellgestalt außer acht gelassen und nur die Gewebe in ihrer Gesamtheit berücksichtigt werden.

Unmittelbar unter der Epidermis tritt das Kollenchym häufig in der Gestalt geschlossener Zylinder[2]) oder, auf alle Organe übertragen, als gleichmäßig die Epidermis begleitendes Hypoderm auf. Dieses kann einschichtig sein wie in den Rhizomen von *Hydrocotyle vulgaris* oder anderen ähnlichen Hydrocotylearten. Natürlich ist diese Gewebeform am typischsten am Grunde der betreffenden Pflanzen ausgebildet, d. h. an solchen Stellen, wo die

---

[1]) l. c. p. 77 ff.

[2]) cf. de Bary, Vergl. Anatomie. p. 420.

Einwirkung des Lichtes nicht mehr zur Ausbildung eines starken Assimilationsapparates reicht, wodurch auch die Zahl der Spaltöffnungen bedeutend zurücktritt. Dementsprechend kommt es in solchen Pflanzenteilen, die ein mehr oder weniger gut entwickeltes Assimilationssystem besitzen, im allgemeinen nicht zur Ausbildung eines absolut geschlossenen Hypoderms, sondern dasselbe erfährt durch die Spaltöffnungen eine Unterbrechung, besonders wenn dieselben zu Gruppen oder Reihen vereinigt stehen.

Mehrschichtig tritt ein solches Kollenchym auf z. B. in den Rhizomen von *Hydrocotyle bonariensis*. Auch der Blattstiel zeigt das Gewebe in ähnlicher Ausbildung. Einen sehr schönen Fall bietet auch die Basis grundständiger Blätter von *Eryngium agavifolium*, wo diese Gewebeform in etwa acht bis zehn Zelltiefen direkt unter der Epidermis der Blattunterseite sich erstreckt. Auch *Astrantia maior*, *Eryngium amethystinum* u. a. zeigen ähnliches Verhalten. Zu erwähnen sind auch mehrere Fälle, die einen etwas abweichenden Charakter tragen und weniger diese typische Gestaltung zeigen.

Ich stelle hierher zunächst *Foeniculum officinale*. Dasselbe besitzt in seinem Stengel und Blattstiel unter der Epidermis eine Lage kollenchymähnlich verdickter Zellen, die gleichmäßig die einzelnen Hauptstränge verbindet und bei oberflächlicher Betrachtung wie die innere Schicht einer zweischichtigen Epidermis im Querschnitt aussieht; aus Ambronns[1]) Untersuchung indessen geht hervor, daß sie nicht protodermalen Ursprungs ist. Auch im Stengel von *Peucedanum Matthioli* beobachtete ich ein ähnliches einschichtiges Hypoderm. Sodann sind hier die Fälle anzuführen, bei denen durch Verschmelzen ursprünglich einzelner Bündel[2]) im Stengel nahezu geschlossene Ringe zustande kommen können. Diese schließen sich wohl manchmal ebenfalls direkt an die Epidermis an, wie bei *Pimpinella Saxifraga* und *Seseli Pallasii*, oder liegen auch tiefer im Grundparenchym eingebettet wie im Blattstiel von *Laserpitium gallicum*, wo die einzelnen Kollenchymbündel mitunter zu breiten Streifen verschmelzen können. Bei ersteren tritt die beschriebene Gewebeform ebenso wie bei einigen anderen Umbelliferen nur am Grunde des Stengels auf, während sich dieselbe in höheren Internodien, wo das Assimilationssystem an Stärke gewinnt, in die einzelnen Stränge wieder auflöst.

Durch mancherlei Übergänge werden wir nun zu dem Fall geführt, daß das vorhandene geschlossene subepidermale Hypoderm nicht aus unverholzten Kollenchymzellen, sondern aus sklerotisierten, verholzten Elementen besteht. Häufig begegnen wir der Erscheinung, daß ein solches Hypoderm sich aus unverholzten und verholzten Elementen zusammensetzt, die in gleichmäßiger Weise miteinander gemischt sind, so bei manchen Eryngien.

---

[1]) l. c. p. 481.

[2]) cf. Ambronn, Taf. XXIX, Fig. 35. Die betreffende Abbildung von *Chaerophyllum bulbosum* stellt das Entstehen solcher Stereome, die sich der Ringform nähern, gut dar.

Mittlere Internodien von *Eryngium campestre* mögen als Beispiel hierfür genannt sein. Auch die von van Noenen[1]) beschriebenen und abgebildeten Hypoderme in der Achse von *Xanthosia rotundifolia* und *Xanthosia pilosa* wären hierher zu stellen. Viel häufiger kommen jedoch hypodermale Stereomringe vor, die ganz aus gleichen mehr oder weniger verholzten Elementen bestehen. So zeigt uns der Stengel von *Eryngium maritimum* ein solches Gewebe aus nur schwach verholzten Fasern in mehreren Schichten, während die oben erwähnten steinzellenartigen Elemente in der Basis grundständiger Blätter von Heracleumarten (Taf. II, Fig. 1, *hyp.*) oder auch in den untersten Internodien der genannten Pflanzen zu einem einschichtigen Hypoderm vereint vorkommen.

Schon oben habe ich die gelegentliche Auflösung des geschlossenen peripherischen Stereomzylinders in einzelne Stränge erwähnt. Ohne weiteres sollen hier diejenigen peripherischen Stereome ihre Besprechung finden, die durch isolierte mechanische Stränge repräsentiert werden. Hierbei will ich aus der Menge der zu beobachtenden Fälle nur einzelne herausgreifen, da ich ja nur eine allgemeine Übersicht über die vorkommenden Gewebeformen zu geben habe.

Bestehen diese einzelnen peripherischen Stränge aus Kollenchym, dann haben wir das Bild, wie es sehr viele Umbelliferen darbieten. *Bupleurum falcatum* (Taf. III, Fig. I : c.), *Sium Sisarum, Seseli montanum, Anthriscus silvestris, Heracleum Sphondylium* sind in mittleren Indernodien des Stengels und im mittleren Teil des Blattstiels Vertreter hierfür. Meist lehnen sich diese Stränge unmittelbar an die Epidermis an, hauptsächlich in mittleren und oberen Internodien, während sie am Grunde der Stengel vielfach durch mehrere Schichten Parenchym von der Epidermis getrennt werden. Ein gutes Beispiel hierfür ist *Peucedanum alsaticum.*[2]) Hier sind im unteren Teile des Stengels die Kollenchymstränge sehr schwach entwickelt, liegen mitten in der primären Rinde weit ab von der durch Kork verstärkten Epidermis. In höheren Indernodien dagegen legen sich diese Stränge, wenigstens die mit den Hauptgefäßbündeln korrespondierenden, immer mehr der Epidermis an. Bei *Tommasinia verticillaris* schließen sich die Kollenchymstränge nicht direkt an die Epidermis an, sondern werden von dieser durch eine Schicht chlorophyllführender Zellen getrennt. Genau auf die Querschnittsform dieser Stränge einzugehen, dürfte sich wohl nicht lohnen, einmal, da frühere Autoren, besonders G. de Lamarlière, sich eingehend damit befaßt haben, dann aber auch, weil gerade diese Verhältnisse sehr mannigfaltig sind, durch die Ausbildung des Chlorophyllgewebes sich zum Teil sehr veränderlich erweisen und dadurch systematisch höchstens für die Artcharakteristik Wert haben können. Folgende deutliche scharf umgrenzte Fälle seien nur genannt. *Foeniculum officinale* zeigt in seinem Stengel peripherische Stränge von annähernd dreieckigem Querschnitt, dabei ist die eine Spitze des Dreiecks der Epidermis zugekehrt. Andere Arten wieder, z. B. *Laserpitium gallicum,* zeigen in den mittleren und oberen Internodien ihres Stengels Kollenchymbündel von ungefähr nierenförmigem Querschnitt, dessen Ausbuchtung, nach innen gerichtet, den Harzgang umschließt; ebenso *Levisticum officinale.* Übrigens kommt es auch vor, daß der Harzgang ganz ins Innere des Kollenchymbündels eingebettet ist, so im Stengel von *Anthriscus silvestris.* Auch einfacher rechteckiger Querschnitt der Bündel ist oft zu beobachten, namentlich bei solchen Formen, die keine stark gerieften Stengel und Blattstiele besitzen und bei denen die Stränge direkt unter der Epidermis mit ihrer ganzen Breite anliegen. *Oenanthe Phellandrium* und *Falcaria Rivini* seien hier genannt. Bekanntlich liegen die Kollenchymbündel meist so, daß sie als Riefen oder Kanten nach außen vortreten. Das kann auf ganz verschiedene Arten geschehen. Einmal wird die betreffende Kante vollständig von dem Kollenchymbündel ausgefüllt, so gewöhnlich bei den Arten, bei denen die Pflanzenglieder feine Riefen aufweisen, z. B. *Sium Sisarum* und vielen anderen. Auch *Selinum Carrifolia,* dessen scharfe Flügel des Stengels von Kollenchym und kollenchymähnlichem Gewebe ausgefüllt sind, mag als extremes Beispiel gelten. Der andere Fall ist der, daß bei tiefer und starker Furchung der Organe die weniger zahlreichen Kanten nur von einer mehr oder weniger starken Lage vom Kollenchymgewebe ausgekleidet werden, sodaß noch Teile des primären Rindenparenchyms, ja sogar bisweilen des Gefäßbündelringes in die Kante hineinragen. So ist es bei *Pastinaca sativa, Heracleum Sphondylium* etc. Meist ist dann der Gefäßbündelring im Querschnitt eigentümlich sternartig ausgebuchtet. Die Internodien in verschiedenen Regionen derselben Pflanze können sich hierbei auch ganz verschieden verhalten. So liegen am Grunde des Stengels von *Pimpinella magna* die Kollenchymbündel in flügelartigen starken Kanten, während obere Internodien eine viel schwächere Riefung zeigen.

---

[1]) l. c. p. 8. Ich konnte leider die Angabe van Noenens nicht nachprüfen, da mir geeignetes Material nicht zur Verfügung stand.

[2]) Die gelegentliche schwache Verholzung (vergl. später) der Kollenchymstränge von *P. alsaticum* sei hier außer acht gelassen.

Bündel aus verholztem Kollenchym oder sklerotischen Fasern sind in gleicher Lage wie die oben beschriebenen Kollenchymstränge ebenfalls recht häufig. Viele Oenanthearten (Taf. II, Fig. 3, *Skl. C.*), z. B *Oe. pimpinelloides, Oe. fistulosa,* zeigen im Stengel und Blattstiel solche peripherischen Stränge aus schwach verholzten Elementen. Auch diejenigen im Blattstiel von *Angelica silvestris* gehören hierher. Weiter können viele Peucedanumarten als Beispiel dienen. Sehr typisch sind auch diese peripherischen Stränge im Blatte von *Eryngium Lasseauxii* und *E. agarifolium* und anderen diesen nahestehenden Arten. Es gilt auch hier das von den hypodermalen Ringen gesagte, daß sich die einzelnen Teile des Systems, die einzelnen Stränge, aus ganz verschiedenartigen Elementen zusammensetzen können, daß wir also von Strängen aus typischem Kollenchym zu solchen aus typischen Sklerenchymfasern allen Übergängen begegnen. Meist ist der äußere Teil der Stränge ganz unverholzt, d. h. die eine oder zwei Schichten derselben, die an die Epidermis grenzen, bestehen aus Kollenchym, die übrigen aus sklerotischen Fasern, so bei *Oenanthe pimpinelloides*. Es kann indessen auch das umgekehrte der Fall sein, wie in der Blattstielbasis von *Heracleum Sphondylium* (Taf. II, Fig. 1, *Skl. C.*), wo die innere Hälfte des Bündels von der Verholzung verschont bleibt. In starken Stengeln von angebautem *Daucus Carota* bestehen die im Querschnitt rechteckigen Stränge aus Kollenchym, jedoch die inneren Ecken dieses Rechteckes lassen die Zusammensetzung aus verholzten Fasern erkennen. Zahlreich sind natürlich die Fälle, wo kollenchymatische und sklerenchymatische Zellen bunt durcheinander gemischt sind in ein und demselben Strange, so bei *Oenanthe capensis* oder in Seitenzweigen von *Peucedanum alsaticum* (vergl. unten p. 265) und in allen den Fällen, wo wir nur eine rudimentäre Verholzung der peripherischen Kollenchymbündel haben. Auf die Gestalt und die Lageverhältnisse dieser verholzten Stränge will ich hier nicht näher eingehen, da sich das in dieser Beziehung von den Kollenchymsträngen oben gesagte hier im allgemeinen wiederholt. Dagegen mögen nun die Lageverhältnisse der isolierten Stränge, einerlei ob aus Kollenchym oder sklerotischen Fasern bestehend, in Beziehung zu den Gefäßbündeln ihre Besprechung finden.

In den weitaus meisten Fällen entsprechen die peripherischen Stränge genau den Gefäßbündeln, d. h. je ein peripherischer Strang steht mit einem Fibrovasalbündel im selben Radius des Querschnittskreises. *Daucus Carota* oder jede andere Apioidee wird das zeigen. Es erklärt sich dies zum Teil aus der gemeinsamen Entstehung der beiden Gewebekomplexe, nach den Untersuchungen Ambronns. Die verschiedene Größe der Stränge ist dabei durch ihr verschiedenes Alter bedingt, indem die großen Gefäßbündel mit ihren größeren Strängen früher angelegt werden. Häufig ist zu sehen, daß den kleinen Gefäßbündeln gar keine peripherischen Stränge mehr entsprechen, auch Fälle von einem Überschuß an peripherischen Strängen gegenüber den Gefäßbündeln liegen vor. So besitzen die Blattstiele von *Oenanthe silaifolia, Cicuta virosa, Berula angustifolia, Sium latifolium, Oenanthe fistulosa* in ihrer Peripherie Stereomstränge, die keinen Gefäßbündeln entsprechen. Daß sich hier aus einem Teil der Prokambiumbündel nur peripherische Stränge, nicht auch zugleich Gefäßbündel entwickelt haben, läßt sich wohl biologisch so erklären, daß bei diesen Wasserpflanzen, deren Mestom und Mestomscheiden ja fast immer schwach entwickelt sind, das peripherische mechanische System die Festigung des betreffenden Organs gewährleisten muß. Bisweilen ist zu beachten, daß bei *Sium latifolium* die peripherischen Stränge von ganz geringen Mestomrudimenten begleitet sind, woraus sich ergibt, daß die „überzähligen“ Stränge aus den gleichen Prokambiumbündeln entstanden sein müssen, wie die mit Mestom versehenen Kollenchymstränge.

Unter den Hydrocotyloideen mit peripherischen isolierten Strängen zeigt *Bowlesia tenera*, soweit ich an Herbarmaterial erkennen konnte, keine Lagebeziehungen der peripherischen Stränge zu den Mestombündeln. Auch die Abbildung Drudes[1]) von *Pectophytum* H. B. K. dürfte ein solches Verhalten zur Darstellung bringen. Wie man sieht, liegt das peripherische Sklerenchymbündel völlig abseits von den Radien, die durch die benachbarten Gefäßbündel gehen.

In der Blattlamina liegen, abgesehen von den Verhältnissen bei monokotylenähnlichen Eryngien, meist zu beiden Seiten der Gefäßbündel in den Hauptrippen Stereomstränge, die stets unverkennbare Lagebeziehungen zum Mestom aufweisen. Im Blattrand dagegen verlaufen die denselben schützenden Stränge (*Peucedanum officinale,* Taf. II, Fig. 5) vielfach ganz für sich ohne irgend welche Begleitung von Mestom. Dasselbe gilt auch vielfach von den hypodermalen Strängen, die im Blattstiel auf der Oberseite die beiden Leisten bilden, wenn auch hier fast stets Mestomrudimente sich finden lassen. Bei manchen Arten, so *Peucedanum austriacum* und *Oenanthe capensis,* begegnet man noch in der Mitte zwischen den beiden Leisten im Blattstiel einem hypodermalen Strang, der gänzlich frei von Mestom verläuft, während derselbe gleicher Lage bei *Daucus Carota* mit dem einen markständigen Gefäßbündel sich von demselben Prokambiumstrang herleiten dürfte.

2. Die Mestomscheide.

Dem im vorhergehenden geschilderten peripherischen Systeme entspricht als zweiter Hauptfaktor der mechanischen Festigung das innere System, das sich mehr oder weniger stets den Mestomsträngen anschließt. Einesteils erfüllt dasselbe eine lokal-mechanische Aufgabe, indem es dem zumteil sehr weichen Mestomgewebe — besonders in Blattstielen entbehrt das Hadrom fast völlig der mechanischen „Holzfasern" — eine feste Stütze gibt, andernteils aber wirkt es energisch an der Festigung des ganzen Organes mit und bildet wohl nur mit wenigen Ausnahmen, im Stengel fast stets, den mechanisch wichtigsten Teil des Skelettes. Es dürfte als das eigentliche Organ der Biegungsfestigkeit im Stengel anzusehen sein. Morphologisch zerfällt es in zwei Abteilungen, erstens die sogenannte mechanische Mestomscheide, bestehend aus dem Leptombeleg und den das Hadrom umschließenden und stützenden Fasern, welche beide in den Gliedern des Blattes allein das innere Skelett zusammensetzen; zweitens den für Umbelliferen charakteristischen Sklerenchymring, der im Stengel zu den Mestomscheiden hinzutritt, die einzelnen Gefäßbündel miteinander fest verbindet und meist je nach Bedürfnis durch die Tätigkeit des Kambiums an seinem äußeren Rande mit sekundärem Libriformgewebe verstärkt wird.

Die Mestomscheide gliedert sich im allgemeinen in zwei Teile, einen auf der Leptomseite, den Leptombeleg, und einen inneren auf der Hadromseite, den Hadrombeleg. Beide können aus verholzten und unverholzten Elementen zusammengesetzt sein. Sie können sich zu geschlossenen Ringen vereinen und so jedes Gefäßbündel gleichmäßig umgeben, wie z. B. in der Blattscheide von *Peucedanum longifolium.* Sind dagegen die beiden Teile der Mestomscheide durch sogenannte Durchlaßstreifen voneinander getrennt, so haben wir Verhältnisse, wie sie uns bei Umbelliferen entschieden am häufigsten begegnen.[1]) Der Leptombeleg, der sog. „Hartbast", liegt dann als freies Bündel an der Außenseite des Leptoms. Dabei kann die Querschnittsform einer Sichel gleichen — Blattstiel höherer Ordnung von *Peucedanum alsaticum* — oder auch mehr gedrungene Gestalt, etwa die eines kurzen Rechteckes, haben, wie im Stengel von *Seseli montanum.*

---

[1]) l. c. p. 79.

Die Gestalt der inneren Teile ist sehr verschieden. In den Blattorganen herrscht hier fast durchweg die Sichelform. Sonst kommt es aber auch oft vor, daß dieser Stereomteil sich tief in das Mark hinein erstreckt, zumeist am Grunde der Stengel. *Conium maculatum* und besonders *Peucedanum alsaticum* zeigen dies sehr gut. Es liegt nahe, hierin besondere Organe der Säulenfestigkeit zu erblicken.

Betrachten wir die Leptombelege noch etwas genauer. Auch hier können die einzelnen Bündel wieder jedes für sich verlaufen, oder mit denen der Nachbarmestomstränge in fester Berührung stehen, so daß man von einem geschlossenen Ringe der Leptombelege reden kann. Indessen ist der letztere Fall bedeutend seltener. Kollenchymatische Leptombelege in Form einzelner Stränge begegnen uns sehr oft. Meist sind sie qualitativ wie quantitativ recht schwach entwickelt, wie z. B. in mittleren Internodien von *Daucus Carota,* können aber auch mitunter recht ansehnliche Stereome darstellen, wie besonders am Grunde der Stengel von *Heracleum Sphondylium, Angelica silvestris, Berula angustifolia* oder in den Blattscheiden von *Sanicula europaea, Daucus Carota,* sowie in dem Blattstiel von *Levisticum officinale* und anderen mehr. Kollenchymatische Leptombelege, die sich zu einem Ring vereinigt haben, zeigen manche Hydrocotylearten in ihren Achsen, so *Hydrocotyle moschata* und *H. triloba.*

Wohl ebenso zahlreich sind die sklerotischen und sklerenchymatischen Leptombelege bei den Umbelliferen vertreten. Seseli- und Oenanthearten zeigen die letzteren in charakteristischer Weise, ebenso viele *Peucedanum,* wie *P. officinale* und *P. ruthenicum,* in fast allen Teilen der oberirdischen Organe. Auch Ferula- und Laserpitiumarten, *Silaus pratensis* u. s. w. zeigen eine starke Ausbildung dieser Gewebeform. Das von Schwendener[2]) angeführte Beispiel nachträglicher Umwandlung von Kollenchym in

---

[1]) Wenigstens im Stengel. In den Blattorganen dagegen gilt die Regel, daß, je höher das Gefäßbündel liegt, d. h. je näher dem assimilierenden Gewebe der Blattlamina, sich Hadrom- und Leptombeleg um so weiter voneinander entfernen, d. h. der Transportweg zwischen Mestom und Grundgewebe um so breiter wird. Demgemäß wird man die am vollkommensten geschlossenen Mestomscheiden in stengelständigen Blattscheiden und -stielen antreffen. Vergl. *Peucedanum alsaticum, P. officinale, Silaus pratensis* u. a. mehr.

[2]) Mechanisches Prinzip. p. 5.

Sklerenchym im Leptombeleg von *Eryngium planum* hat in der Familie der Umbelliferen viele seinesgleichen, so in *Eryngium campestre*[1]) und *Pimpinella Saxifraga* im Blattstiel, *Peucedanum Petteri* im Stengel. In den markständigen Gefäßbündeln treten die Mestomscheiden meist stark zurück; ich werde später genauer darauf zurückkommen. Die Leptombelege liegen hier vielfach inmitten des Weichbastes oder ragen doch weit in diesen hinein. Van Noenen[2]) erwähnt diese Erscheinung für die markständigen Gefäßbündel von *Peucedanum officinale,* auch *Peucedanum stenocarpum* und Oenanthearten, wie *Oe. pimpinelloides,* verhalten sich genau so.

Eine Vereinigung sämtlicher verholzter Leptombelege zu einem geschlossenen Ring dürfte im Stengel von *Sanicula europaea* und Astrantiaarten[3]) vorliegen. Auch *Laserpitium gallicum* und *Ferula Ferulago*[4]), sowie eine Reihe diesen nahestehenden Arten, zeigen einen solchen „Hartbastring“ in ihrem Stengel. Wenn auch die Verhältnisse bei *Sanicula* und *Astrantia* so zu deuten sind, daß hier der innere Sklerenchymring einfach mehr nach außen gelagert ist, so daß er die Siebteile noch in sich einschließt, so sind die Hartbastringe von *Ferula* und *Laserpitium* doch zweifellos als Verschmelzungen der einzelnen Leptombelegstränge aufzufassen. Das Vorhandensein eines solchen Ringes auch im Blattstiel von *Ferula Ferulago,* der doch des Sklerenchymringes entbehrt, dürfte diese Ansicht rechtfertigen.

Der innere Teil der Mestomscheide, also derjenige, der das Hadrom nach dem Marke hin abschließt (vergl. Taf. III, Fig. 1), besteht meist aus verholzten Faserelementen. Verhältnismäßig wenig Fälle liegen vor, in denen derselbe aus kollenchymatischen Elementen besteht, am seltensten im Stengel. Ich beobachtete ihn so nur am Grunde des Stengels von *Pimpinella magna, Heracleum Sphondylium* (Taf. I, Fig. 9 und 10.) Indessen gehen sie hier auch mit höheren Internodien sehr rasch in verholzte über. Häufiger sind solche kollenchymatische Hadrombelege in den Blattstielen und Blattscheiden; *Eryngium campestre, E. planum, Berula angustifolia, Peucedanum austriacum, Daucus Carota* usw. mögen als Beispiele dienen. Die markständigen Gefäßbündel, wo solche vorhanden, sind dabei ebenfalls mit solchem Gewebe versehen.

Im allgemeinen sei über die Mestomscheiden noch gesagt, daß sie im Stengel und Blattstiel nur selten ganz fehlen. So haben *Bupleurum falcatum* (Taf. III, Fig. 1), *Aethusa Cynapium* und *Peucedanum Oreoselinum* in der gesamten Achse keine Leptombelege. Andererseits werden im Blatte nur selten die Gefäßbündel bis in die letzten Ausläufer hinein von Leptombelegen begleitet. Solche Fälle liegen vor bei *Peucedanum officinale* und in schwächerem Maße auch bei den monokotylenähnlichen Eryngien *Eryngium Lasseauxii* und *E. agavifolium,* wo sich die verholzten Fasern sehr lange verfolgen lassen.

---

[1]) Die Angaben Ambronns (l. c. p. 487), daß bei *Eryngium campestre* in den Gefäßbündeln des Blattstiels sich keine einzige Bastzelle im Leptomteile fände, ist irrtümlich. Wohl gilt dies für die markständigen, diese zeigen ein dem von *Eryngium planum* ganz ähnliches Verhalten.

[2]) l. c. p. 14.

[3]) cf. Haberlandt, Phys. Anat. p. 157 u. Abb. 58.

[4]) cf. van Noenen, Abb. 5.

Die Hadrombelege fehlen im Stengel noch weniger. Nur *Berula angustifolia* zeigt sich in seiner ganzen Achse völlig frei von einer solchen „Markscheide", während im Blattstiel dieser Spezies wie auch bei *Bupleurum falcatum* und *Oenanthe fistulosa* das genannte Gewebe vollständig verschwindet. In den Blattrippen natürlich schwinden die Hadrombelege auch bald, nur bei *Peucedanum officinale* und *P. longifolium* lassen sie sich noch sehr lange in der Blattlamina beobachten.

Es kann auch der Fall vorkommen, daß ein regelrechtes Mestomscheidengewebe zur Ausbildung gelangt, das Mestom selbst jedoch nur noch in Resten vorhanden ist oder dessen Ausbildung überhaupt ganz unterbleibt. Wir begegnen dann vereinzelten Sklerenchymfasersträngen im Grundparenchym, die sich habituell kaum von Strängen des peripherischen Stereomsystems unterscheiden. Die Blattscheiden von *Laserpitium gallicum* zeigen dies in charakteristischer Weise. Hier sind nur die kleinen äußersten Gefäßbündel auf diese Art rückgebildet. Oft haben diese nur noch mechanischen Stränge einen Rest Leptom, bei zunehmender Größe auch Hadrom in ihrer Mitte, in ebenso vielen Fällen sind sie aber auch völlig von Leitungsgewebe befreit. Auch im Blattstiel finden sie sich noch unter stetigem Zunehmen des Mestoms oder lehnen sich hier an die größeren Gefäßbündel an.

3. Sklerenchym- und Libriformzylinder.

In dem Sklerenchymzylinder der Umbelliferenachse haben wir ein dem peripherischen mechanischen Gewebe gleichwertiges System, das lediglich der Festigung des gesamten Organs dient, nicht etwa lokalmechanische Aufgaben erfüllt. Durch die Art und Weise, wie hier durch den Sklerenchymzylinder die einzelnen Gefäßbündel miteinander verbunden werden, wäre man leicht versucht, letzteren als eine besondere Form der Mestomscheiden aufzufassen, die auf den Flanken der Gefäßbündel besonders stark ausgeprägt sind, und durch Verschmelzen miteinander dieses einheitliche Gebilde zustande kommen lassen. Bei einigen Oenanthearten ist dies auch tatsächlich so der Fall. Hier begegnen wir häufig der Erscheinung, daß die Gefäßbündel völlig isoliert im regulären Ringe des Stengels verlaufen. Bei *Oenanthe silaifolia* berühren sich die auf den Seiten der Gefäßbündel besonders stark ausgebildeten Hadromscheiden nur selten, während sie bei *Oenanthe Lachenalii* sich hier und da bereits zusammenlegen. Auch am Grunde des Stengels von *Oenanthe Phellandrium* und *Oe. fistulosa* laufen die Gefäßbündel isoliert, ohne durch Sklerenchymfasern miteinander verbunden zu sein. Bei *Peucedanum Oreoselinum* kommt es in höheren Internodien vor, daß einzelne Gefäßbündel des regulären Ringes isoliert sind, infolgedessen das Mark durch breite primäre Markstrahlen mit der Rinde in Verbindung steht. Immerhin sind die Fälle doch sehr spärlich, in denen das Fehlen eines selbständigen Sklerenchymringes im Stengel als sicher angenommen werden kann. Die überwiegende Mehrzahl der Umbelliferen ist durch einen Sklerenchymzylinder charakterisiert, der im Stengel intrakambial die Gefäßbündel fest miteinander zusammenschließt. Die Ausbildung dieses speziell biegungsfesten Gewebes kann sich naturgemäß in den weitesten Grenzen bewegen; es spielen hier besonders Standortsverhältnisse als bestimmende Faktoren eine Rolle, auf die ich weiter unten näher eingehen werde. Im allgemeinen schwankt sowohl in verschiedener Stammhöhe derselben Pflanze wie auch bei verschiedenen Arten die räumliche Ausdehnung des Sklerenchymzylinders nur in engen Grenzen. Von dem extremen Verhalten typischer Wasserpflanzen wie der obenerwähnten Oenanthearten usw. abgesehen, erstreckt sich derselbe bei der großen Masse der Umbelliferen etwa ein drittel bis halb so weit wie der Hadromteil der großen Gefäßbündel von der Libriformgrenze nach innen.

Verstärkt wird dieses Gewebe dann durch die Tätigkeit des Kambiums, das besonders am Grunde der Stengel oft ganz außerordentlich starke Anlagerungen von sekundärem Libriform ausführt (Taf. III, Fig. 2. 3). *Conium maculatum* und *Angelica silvestris* zeigen da eine bedeutende Ausdehnung dieses Gewebes. Nur bei wenigen Arten, so *Aethusa Cynapium, Oenanthe inebrians* und *Coriandrum sativum*[1]) kommt dieses sekundäre Libriform auch in höheren Internodien vor.

4. Aussergewöhnliche Stereome.

Es handelt sich hier hauptsächlich um Teile des Grundparenchyms, die durch die oben geschilderte Metamorphose ihrer Elemente einen gewissen Anteil an der Festigung des Pflanzenkörpers haben. Schon die Tatsache, daß es in fast allen Fällen nur das peripherische Grundgewebe bezw. die primäre Rinde ist, die diese Umwandlung erfährt, beweist einen Zusammenhang mit der Festigung des auf Biegungsfestigkeit beanspruchten Organs. Bei *Pimpinella magna* (Taf. II, Fig. 6 und 7), *Falcaria Rivini* und Ferulaarten treffen wir im Stengel und im Blattstiel eine Rinde an, deren farbloser Teil durch die Sklerotisierung und Verholzung ihrer Elemente einen geschlossenen Stereomzylinder bildet, der entfernt an den subkortikalen Sklerenchymzylinder bei *Aristolochia* erinnern dürfte. Bei *Pimpinella* und *Falcaria* ist es nur der äußere Teil der farblosen Rinde, der diese Veränderung erfährt, bei *Ferula* dagegen diese fast ganz. Nur eine von van Noenen bereits genau beschriebene Gewebeform bleibt als Rest übrig, die sich in einer oder zwei Schichten den Leptombelegen nach außen anschließt. Außer bei den genannten Arten begegnen wir noch bei vielen anderen einer Sklerotisierung des Grundparenchyms, doch sind es meist nur einzelne Zellen, die sich lang strecken und ihre verdickte Wand verholzen. So zeigen verschiedene *Peucedanum,* wie *P. alsaticum, P. oreoselinum, P. officinale, P. longifolium* meist nur in mittleren Internodien des Stengels vereinzelte Zellgruppen oder auch nur einzelne Zellen ein solches Verhalten. Einer Verdickung der Zellwände ohne gleichzeitige Verholzung begegnete ich bei *Oenanthe inebrians,* aber auch hier kann man nicht von einem selbständigen gut ausgebildeten Stereome reden, da nur einzelne Zellen sich auf diese Weise zu mechanischen Zwecken umwandelten.

---

[1]) cf. van Noenen. p. 11.

Das Mark dagegen, dessen Zellwände wohl meistenteils im Stengel und im Blattstiel verholzt sind, geht nur äußerst selten dazu über, seine Zellen zu sklerotisieren. Kommt dies vor, dann liegt lokalmechanische Bedeutung vor. Ich beobachtete nur einen einzigen deutlichen Fall. Bei *Peucedanum alpestre* ist das Mark in mittleren Internodien des Stengels ganz schwach sklerotisiert. Indessen fällt auf, daß in der Umgebung der Sekretkanäle die Zellen englumiger sind und ihre Wände bei stärkerer Verdickung deutlichere Ligninreaktion geben. Wir haben es also hier mit ziemlich primitiven mechanischen Schutzscheiden[1]) der Sekretkanäle zu tun. Eine wirkliche Anteilnahme des Markes an der Festigung in solchen Organen, die Biegungen ausgesetzt sind, ist eben von vornherein ausgeschlossen. Durchgehende starke Verdickung ihrer Markzellen zeigen wohl einige holzige Arten, wie *Bupleurum fruticosum* und *Heteromorpha arborescens,* aber die mechanische Wirkung dieser Erscheinung tritt gegenüber der starken Ausbildung des Holzes ganz in den Hintergrund.

Beiläufig sei noch des Kuriosums halber die Andeutung eines ganz außergewöhnlichen Gewebes erwähnt. Im Blattstiele von *Eryngium amethystinum* beobachtet man die Eigentümlichkeit, daß das Leptomparenchym seine Zellwände zu verdicken beginnt und deutliche Ligninreaktion gibt. Bisweilen kann der gesamte Siebteil mit Phloroglucin und Salzsäure behandelt lebhafte Rotfärbung annehmen. Ein kollenchymatischer Leptombeleg ist nur spurenweise angedeutet. Ob diesem sklerotisierten Leptom auch nur eine schwache Mitwirkung an der Festigung des Blattstiels zuzuschreiben ist, dürfte sehr fraglich sein, zumal hier das peripherische System ganz kräftige Ausbildung erlangt.

Damit glaube ich die Haupttypen der Stereomformen besprochen zu haben. Selbstredend sind sie lange nicht bei allen Arten in gleicher Weise ausgebildet, oft kann das eine System zu Gunsten des anderen in seiner Ausbildung zurücktreten, ja auch ganz verschwinden, doch sollen solche „Funktionswechsel“ usw. im folgenden erörtert werden.

---

[1]) cf. Möbius, die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. XVI. 1885.)

III. Die Verteilung der Stereomsysteme in den einzelnen Organe.

Da ich in erster Linie die oberirdischen Organe untersuchte, weniger auf Rhizome und Wurzeln eingehen konnte, haben wir es also hauptsächlich mit Pflanzenteilen zu tun, die biegungsfest gebaut sein müssen. Man kann im unteren Teil aufrechter Stengel vielleicht von Säulenfestigkeit reden, wenn man die Ausbildung sekundären Libriforms oder die p. 235 erwähnten Verhältnisse von *Peucedanum alsaticum* etc. hier so deuten will. In der Blattlamina kommt zur Biegungsfestigkeit der Hauptrippen noch die Schubfestigkeit der übrigen Blattfläche, vor allem des Blattrandes. Dementsprechend zeigen die verschiedenen Organe auch ganz verschiedene Stereomgruppierungen. Im Stengel, der doch in erster Linie auf Biegungsfestigkeit beansprucht wird, dürfte der Sklerenchymzylinder als besonderes Organ der Biegungsfestigkeit anzusehen sein. Da er stets verholzt, infolgedessen Zugwirkungen nicht viel mehr nachzugeben imstande ist, erklärt sich seine Lagerung mehr nach dem Zentrum, der neutralen Achse zu, aber immerhin noch genügend peripherisch, sehr wohl. Andererseits besitzt der Umbelliferenstengel in seinem hypodermal-peripherischen Stereomsystem ein Organ, das infolge geringer oder mangelnder Verholzung als das elastische Skelett anzusehen ist. Bekanntlich bildet es im jugendlichen Alter des Stengels als einziges Stereomgewebe[1]) das Hauptorgan der Biegungsfestigkeit, da es allein in einem gewissen Wachstumsstadium in der Form von Kollenchym vorhanden ist. Es liegt hier bereits eine Art „Funktionswechsel“ vor.

Im Blatte dagegen sind es das peripherische System und die Mestomscheiden allein, die seine Teile festigen sollen. Je nachdem das eine stärker ausgebildet ist, das andere dadurch zurückgedrängt wird, ergeben sich typische Verschiedenheiten. Von Interesse dürfte es sein, zu untersuchen, in welcher Weise die Systeme im Stengel sich nach ihrem Austritt in den Blattstiel verhalten, und wie sie sich dann noch bei der Festigung der Blattlamina beteiligen. Es sind dies Fragen, die wohl weniger systematischen als ökologischen Wert haben, da bei ganz nahe verwandten Formen oft die wahrsten Extreme zu beobachten sind. Ich habe zur besseren Orientierung tabellarische Übersichten für einige Arten zusammengestellt, die die Art der Verteilung und Ausbildung der einzelnen Stereomsysteme in den verschiedenen Organen besser veranschaulichen sollen.[2]) Es werden daraus die Beziehungen, die oft zwischen den einzelnen Stereomsystemen bestehen, deutlich erkannt werden können.

Für das peripherische System ergibt sich da folgendes: Im Stengel und im Blattstiel unterbleibt seine Ausbildung nur äußerst selten, man kann sagen nie, wenigstens in den von mir untersuchten Fällen. Nur bei einigen Wasserpflanzen, wie *Berula angustifolia, Oenanthe fistulosa,* Hydrocotylearten u. a. ist seine Entwicklung in den submersen Teilen des Stengels sehr schwach, hier und da auch verschwindend; wir haben hier eben Standortseinflüsse vor uns. In der Blattlamina dagegen finden wir das peripherische System nicht überall die Gefäßbündel begleitend. Während in allen Fällen das peripherische System in der Mittelrippe noch weit zu verfolgen ist, tritt es in den Rippen höherer Ordnung schon bedeutend zurück, um hier allmählich ganz zu verschwinden. Nur bei den Eryngien sehen wir das peripherische System sowohl auf der Blattober- wie -unterseite lange die Leitbündel begleiten, selbst bis in Auszweigungen sehr hoher Ordnung hinein. Wenn dies auch zum Teil damit zusammenhängt, daß die untersuchten Spezies ungefiederte oder schwach gefiederte Blätter besitzen, so übertreffen sie in dieser Beziehung doch ganz gewaltig die ebenfalls ungefiederten Blätter von *Sanicula europaea.* Auch *Heracleum* und *Angelica* reichen, was die Ausbildung dieser peripherischen Stereomstränge in der Blattlamina anlangt, nicht an die Eryngien heran. Während bei letzteren dieselben gerade eben ausreichen, um ein turgeszentes Blatt mit der nötigen Biegungsfestigkeit auszustatten, haben die Eryngien mit distelartigem Habitus viel mehr Material aufgewandt, so daß selbst ein welkes Blatt vollständig in seiner natürlichen Lage gehalten wird. *Bupleurum falcatum* und nach den Untersuchungen Klauschs [1]) viele andere Bupleurumarten und *Falcaria Rivini* zeigen ebenfalls eine gute Ausbildung des peripherischen Systems in den Blattrippen höherer Ordnung auf beiden Blattseiten. Die gleichmäßige Ausbildung dieses Stereoms auf beiden Seiten [2]) rührt ebenso wie bei den Eryngien daher, daß bei dieser Spezies ein mehr oder weniger isolateraler Blattbau herrscht, hervorgerufen durch die aufrechte Stellung und damit allseitigere Beleuchtung der Blätter.

---

[1]) cf. Schwendener, Mechanisches Prinzip. p. 157ff.

[2]) Bedeutung der Abkürzungen siehe p. 294.

Im wesentlichen andre Verhältnisse bietet der Blattrand. In vielen Fällen geht auch hier das peripherische System vollständig verloren — *Pimpinella magna* und *P. Saxifraga, Seseli annuum, Anthriscus silvestris, Daucus Carota, Oenanthe* usw. —, wo dann ein dem Rande parallel laufendes Leitbündel allein die Festigung besorgt. In ebensovielen anderen Fällen aber besitzt der Blattrand sein eigenes Stereom in der Gestalt hypodermaler Bündel. Auch hier sind es in erster Linie wieder die Eryngien, welche die extremsten Verhältnisse zeigen. Sämtliche Arten, die ich davon untersuchen konnte, besitzen vorzüglich ausgebildete subepidermale Stereomstränge im Blattrand aus äußerst starken Sklerenchymfasern, die sich stets in die zu Stacheln umgebildeten Blattzähne hinein fortsetzen, wenn solche

---

[1]) Klausch, Morphologie und Anatomie der Blätter von *Bupleurum.* Dissert. Leipzig 1887. p. 17.

[2]) cf. Heinricher, Über isolateralen Blattbau. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. XV. 1884. p. 540.)

Uebersicht I: Verteilung der peripherischen Stereome.

	Stengel			Blattstiel			Blattspreite				
							Mittelrippe		Nebenrippen		
	Untere Internodien	Mittlere Internodien	Obere Internodien	Blattstielgrund (Blattscheide)	Blattstiel bis zum Beginn der Fiederung	Blattstiele höherer Ordnung	Unterseite	Oberseite	Unterseite	Oberseite	Blattrand
Sanicula europaea	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll. (stark)	o	o	o
Eryngium campestre	Coll. (rud. skl.)	Skl.	Skl.	Coll. (grndst. Bl.)	Skl.	Skl. grndst. u. stngst. Bl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl. (sehr stark)
E. amethystinum	Coll.	Coll.	Coll. (rudim. Skl.)	Skl. (schwach)	Skl. u. Coll.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.
E. maritimum	Skl.	Skl.	Skl.	Coll. (schw. grndst. Bl.)	Coll.	—	Coll.	Coll.	Coll. imm. schw.	Coll. werdend	Skl. (stark)
E. agavifolium	Skl. (stark)	Skl.	Skl.	Coll. (grndst. Bl.)	Coll.	—	Skl.	Skl. (stark)	Skl.	Skl.	Skl.
E. Lasseauxii					—	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.
Anthriscus silvestris	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll. (schwach)	o	o	o	o
Bupleurum falcatum	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.
Cicuta virosa	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll. (stark)	Coll.	o	o	o
Falcaria Rivini	Skl. nur ganz a. Grd.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.
Pimpinella magna	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
P. Saxifraga	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
Sium latifolium	Coll. (Elem. sehr schw.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o
Berula angustifolia	Coll. (Elem. sehr schw.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o

Seseli annuum	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
S. montanum	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o	o
Oenanthe Phellandrium	Coll. (Elem. sehr schw.)	Coll.	Coll. (rudim. Skl.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
Oe. fistulosa	Coll. (Elem. sehr schw.)	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Coll. (rudim. Skl.)	Coll.	o	o	o	o
Oe. pimpinelloides	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl. (sehr schw.)	o	o	o	o
Aethusa Cynapium	Coll. Elemente	Coll. sehr	Coll. schwach	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o	o
Silaus pratensis	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
Selinum Carvifolia	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o	o
Angelica silvestris	Coll. (rudim. Skl.)	Coll.	Coll.	Coll.	Skl.	Skl. - Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o
Ferula Ferulago	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o	o
Peucedanum alsaticum	Coll.	Coll. (schw. skl.)	Coll.	Skl. (Elem. sehr schw.)	Skl. Zellen u. Bünd. st.	Skl. (auch Coll.)	Coll.	o	o	o	o
P. Oreoselinum	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	Skl. (o)
P. officinale	Skl.	Skl.	Skl.	Skl. (Bündel schw.)	Skl.	Skl.	Skl.	o	o	o	Skl.
P. austriacum	Skl. (schwach)	Skl.	Skl. (stark)	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o	o	Coll.
P. longifolium	Skl.	Skl.	Skl.	Coll. (schw. skl.)	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o	Skl.
P. ruthenicum	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll. (rudim. Skl.)	Coll.	Coll.	o	o	o	o
Heracleum Sphondylium	Coll. (ganz a. Grd. Skl.)	Coll.	Coll.	Skl. (grndst. Bl.)	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o
Laserpitium gallicum	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	Coll.
Daucus Carota	Coll.	Coll. (rudim. Skl.)	Coll.	Coll.	Skl.	Coll. (rud. Skl.)	Coll.	Coll.	o	o	o

Uebersicht 2: Verteilung der Leptombelege.

	Stengel						Blattstiel				Blattspreite		
	Untere Internod.		Mittlere Internod.		Ober. Internod.		Blattstielgrund (Blatt-) scheide)	Blattstiele bis zum Beginn der Fiederung		Blattstiele höherer Ordnung	Mittelrippe	Nebenrippen	Blattrand
	Reguläre Bündel	Markst. Bündel	Reguläre Bündel	Markst. Bündel	Reguläre Bündel	Mkst. Bünd.		Reguläre Bündel	Markst. Bündel				
Sanicula europaea	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll. (stark)	Coll.	—	—	Coll.	o	o
Eryngium campestre	Coll. (stark)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll	Coll. (rud. Skl.)	Coll. o	—	Coll.	o	o
E. amethystinum	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll. Phloempar-	Coll. enchym skl.	—	—	o	o	o
E. maritimum	Coll. (rud. Skl.)	—	Skl. (schwach)	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	—	o	o	o
E. agavifolium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	—	—	Skl.	Skl. (schw.)	o
E. Lasseauxii											Skl.	Skl.	o
Anthriscus silvestris	Coll. (sehr stark)	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Skl. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	o	o	o
Bupleurum falcatum	o	—	o	—	—	—	Coll.	Coll. (schwach)	—	—	Coll.	o	o
Cicuta virosa	Coll. (in all. Internod. zieml. stark)	—	Coll.	—	Coll.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o
Falcaria Rivini	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	—	o	o	o
Pimpinella magna	Coll.	—	Coll.	—	Coll. (schwach)	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o
P. Saxifraga	Skl.	—	o	—	o	—	Coll. (rud. Skl.)	Skl.	—	o	o	o	o
Sium latifolium	Coll. (schwach)	—	Coll. (nur i. d. höh. Int. sehr schw.)	—	Coll.	—	Coll. o	Coll. o	—	Coll. o	o	o	o
Berula angustifolia	Coll. (strk.)	—	Coll.	—	Coll. (schw.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o

Seseli annuum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
S. montanum	Skl.	--	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl.	o	o
Oenanthe Phellandrium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	o	o	o
Oe. fistulosa	Skl. (schw.)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
Oe. pimpinelloides	Skl.	Skl. (inm. d. ztr.Lpt.)	Skl.	Sk . (inm .d. ztr.Lpt.)	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
Aethusa Cynapium	o	—	o	—	o	—	Coll.	Coll.	—	o	o	o	o
Silaus pratensis	Skl.	o	Skl.	o	Skl.	o	Skl.	Skl.	fast o	Skl	Coll. (schw.)	o	o
Selinum Carvifolia	Coll.	—	Coll.	—	Coll.	—	Coll.	Coll.	—	Coll. (s.schw.	o	o	o
Angelica silvestris	Coll. (strk.)	—	Coll.	—	—	—	Coll.	Coll.	Coll. fast o	Coll.	Coll. (schw.)	o	o
Ferula Ferulago	Skl. (sehr stark)	—	Skl. (sehr stark)	—	Skl. (sehr stark)	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl. (schwach)	o	o
Peucedanum alsaticum	Skl. (ganz a. Gr. sehr st.)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl. (sehr stark)	Skl.	—	Skl.	Skl. (schwach)	o	o
P. Oreoselinum	o	o	o	o	o	o	Skl. (stark)	Coll. (rud. Skl.)	o	—	o	o	o
P. officinale	Skl. (schwach)	—	Skl. (schwach)	—	Skl. (schwach)	—	Skl. (stark)	Skl.	Skl. (inmitten d. zentr. Lpt.)	Skl. (schw.)	Skl. (sehr schw.)	Skl.—Coll. (schwach)	Skl. Coll. (schw.)
P. austriacum	Coll.	—	Coll.	—	Coll. schw.	—	Coll.	Coll.	o	Coll. (schw.)	Coll. schw.	Coll. (schw.)	Coll.
P. longifolium	Coll.	—	Skl.	—	Skl. (schw.)	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl.	o	o
P. ruthenicum	Skl. (s. stk.)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o	o
Heracleum Sphondylium	Coll. (strk.)	—	Coll.	—	Coll. (rud. Skl.)	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o
Laserpitium gallicum	Skl. (i. ganzen Stengel sehr stark)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o
Daucus Carota	Coll.	—	Coll. (u. höh. Int. schwach)	—	Coll. (Doldenstrahl. skl.)	—	Coll.	Coll.	o	o	o	o	o

Uebersicht 3: Verteilung der Hadrombelege.

	Stengel						Blattstiel				Blattspreite		
	Untere Internod.		Mittlere Internod.		Ober. Internod.		Blattstielgrund (Blattscheide)	Blattstiel bis zum Beginn der Fiederung		Blattstiele höher. Ordng.	Mittelrippe	Nebenrippen	Blattrand
	Reguläre Bündel	Markst. Bündel	Reguläre Bündel	Markst. Bündel	Regul. Bündel	Markständ. Bündel		Reguläre Bündel	Markständ. Bündel				
Sanicula europaea	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	—	Coll.	o	o
Eryngium campestre	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll. (m.rudimen	Coll. tär. Verhlz.)	—	Coll.	o	o
E. amethystinum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Coll. (fast 0)	—	—	o	o	o
E. maritimum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	o	o	—	—	o	o	o
E. agavifolium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	—	—	Skl.	Skl.	o
E. Lasseauxii											Skl.	Skl.	o
Anthriscus silvestris	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o
Bupleurum falcatum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll. (schwach)	o	—	o	o	o	o
Cicuta virosa	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o
Falcaria Rivini	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll. (schwach)	Coll.	—	—	Coll.	o	o
Pimpinella magna	Skl. (Coll. ganz am Grunde)	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	Coll.	o	o
P. Saxifraga	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl. (fast 0)	Coll. (schwach verholzt)	—	Coll.	Coll.	o	o
Sium latifolium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl.	o	o
Berula angustifolia	o	—	o	—	o	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o

Seseli annuum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl. (sehr stark)	Skl. (sehr stark)	—	Skl. sehr st.	o	o	o
S. montanum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
Oenanthe Phellandrium	Skl. (fast 0)	—	Skl.	—	Skl.	—	o	o	—	o	o	o	o
Oe. fistulosa	Skl. (schwach)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl. (fast 0)	o	—	o	o	o	o
Oe. pimpinelloides	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	o	o	o	o
Aethusa Cynapium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	Skl.	o	o
Silaus pratensis	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl. (schwach)	Skl. (schwach)	Skl. (schwach)	Skl. (schw.)	Coll. (schwach)	o	o
Selinum Carvifolia	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	—	Coll.	o	o	o
Angelica silvestris	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll. (leicht ver-	Coll. holzend)	Coll.	Coll.	Coll. (sehr schw.)	o
Ferula Ferulago	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o
Peucedanum alsaticum	Skl. (sehr stark)	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
P. officinale	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.
P. Oreoselinum	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Coll. (schwach	Coll. verholzt)	Coll.	Coll.	o	o
P. austriacum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o
P. longifolium	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl. (stark)	Skl. (stark)	Skl.	Skl.
P. ruthenicum	Skl. (stark)	—	Skl. (stark)	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	—	Skl.	o	o	o
Heracleum Sphondylium	Skl. (Coll. ganz am Grunde)	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o
Laserpitium gallicum	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	Skl.	o	o
Daucus Carota	Skl.	—	Skl.	—	Skl.	—	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	Coll.	o	o

vorhanden sind. Auch sehr viele *Peucedanum* besitzen einen so gefestigten Blattrand, wie *P. Oreoselinum, P. officinale* (vergl. p. 234) und *P. longifolium.*, wenngleich hier die subepidermalen Stränge verholzten Kollenchyms bei weitem nicht denjenigen der Eryngien an Stärke gleichkommen. *Laserpitium gallicum, Peucedanum austriacum, Falcaria Rivini,* Bupleurumarten usw. besitzen einen durch unverholztes Kollenchym gefestigten Blattrand.

Damit hängt überhaupt die Frage zusammen, wie weit sich die Verholzung des peripherischen Systems auf die Organe erstreckt. Die peripherischen Kollenchymstränge, die hauptsächlich in Stengel und Blattstiel während des Wachstums dieser Organe das einzige wirksame Festigungsgewebe darstellen, bleiben vielfach nicht als einfaches Kollenchym erhalten, sondern erfahren eine sekundäre Umwandlung in sklerotisches Gewebe durch die oben geschilderte Verholzung ihrer Elemente. Daß dies nicht in einem Alter des betreffenden Organs eintritt, wo dasselbe den Höhepunkt seiner Entwicklung längst überschritten und sozusagen seine Aufgabe erfüllt hat, sich also zum Absterben anschickt, das soll weiter unten gezeigt werden. In welchen Regionen des Pflanzenkörpers sehen wir nun die ursprünglichen peripherischen Gewebe sich metamorphosieren in solche aus sklerotisierten und verholzten Zellen? Bei den Eryngien und Oenanthearten, ebenso *Daucus* ist es im Stengel die Regel, daß die Verholzung des peripherischen Systems am Grunde, in unteren Internodien, stark zurückbleibt, bisweilen auch ganz ausfällt, wie bei *Eryngium planum* und *Oenanthe Phellandrium.* Bei einer Reihe andrer Arten dagegen sehen wir die Verholzung des peripherischen Systems nur am Grunde des Stengels auftreten, so bei *Falcaria Rivini, Angelica silvestris* und auch *Heracleum Sphondylium,* während bei den *Peucedanum* das peripherische System, was seine Verholzung anlangt, in oberen und unteren Internodien sich kaum verschieden erweist. Dabei läßt in dieser Beziehung das peripherische System durchaus keine Abhängigkeit von den Stereomen des inneren Systems erkennen.

Im Blattstiel sind diese Verhältnisse oft merkwürdig verschieden von denen im Stengel. Es tritt hier bei einigen Arten die Verholzung des peripherischen Systems viel deutlicher zu Tage als im Stengel, so bei *Eryngium planum, Angelica silvestris* und *Daucus Carota.* Sehr verschieden verhält sich dabei oft die „Blattscheide“ grundständiger Blätter von derjenigen stengelständiger. Während bei *Eryngium agavifolium* das peripherische System hier bei grundständigen Blättern reines Kollenchym ist, bei stengelständigen dagegen verholzt, ist es bei *Heracleum Sphondylium* und *Anthriscus silvestris* gerade umgekehrt.

Die Sklerotisierung des peripherischen Systems in der Blattlamina ist, soweit ich dies nicht schon oben erwähnte, aus der Übersicht leicht zu ersehen.

Es macht sich im Stengel in anderer Weise oft eine enge Beziehung geltend zwischen dem zentralen Sklerenchymring und dem peripherischen System so, daß bei starker Ausbildung des ersteren die subepidermalen Stereome bedeutend abnehmen. Van Noenen[1]) hat das für *Coriandrum sativum* etc. schon hervorgehoben. Auch bei einer Reihe anderer Arten ist das mehr oder weniger deutlich zu beobachten. *Petroselinum sativum, Bupleurum rotundifolium, Aethusa Cynapium, Chaerophyllum temulum, Ammi maius, Palimbia salsa, Laserpitium gallicum* seien hierfür genannt. Umgekehrt sind bei *Imperatoria Ostuthium* die kollenchymatischen subepidermalen Stränge von bedeutend räumlicher Ausdehnung, wogegen das Libriform keine starke, sogar eine mäßige Ausbildung zeigt, so daß hier ein Fall vorliegt, daß das peripherische System im Stengel auch nach der Beendigung des Wachstums den größeren Teil der Festigungsaufgabe übernimmt. In unteren Internodien von *Silaus pratensis* ist der aus sklerotischen Elementen bestehende Leptombeleg ganz außerordentlich entwickelt, dafür das kollenchymatische System der Peripherie nur angedeutet. In Blattstielen konnte ich ein stärkeres Zurückweichen des peripherischen Systems zu Gunsten der Mestomscheide nicht beobachten. Nur die Blattscheiden bilden öfters die Mestomscheide stärker aus, wobei die subepidermalen Stereome etwas zurücktreten. *Eryngium planum, E. maritimum* und besonders *Peucedanum alsaticum* (vergl. die Anmerkung p. 235) lassen das einigermaßen erkennen.

Von Interesse in dieser Beziehung ist ferner ein Vergleich zwischen den habituell so ähnlichen Echinophoren und Eryngien. Letztere besitzen stets, erstere in den weitaus meisten Spezies, Blätter, deren Zipfel in sehr scharfspitzige Dornen ausgezogen sind. Während nun bei den Eryngien das Skelett dieser Dornen lediglich von dem verholzten peripherischen Systeme gebildet wird, wobei die mit den Gefäßbündeln verbundenen Stereome ganz verschwinden, liegen die Verhältnisse bei *Echinophora* ganz anders. Hier treten — ich untersuchte *Echinophora spinosa* und *E. Sibtorpiana* — in den Blattzipfeldornen die kollenchymatischen Stränge der Peripherie immer mehr zurück und nehmen auch sehr an Stärke der Elemente ab. Gleichzeitig vereinigen sich die Mestomscheiden und zwar ausschließlich die holzigen Hadrombelege zu einem geschlossenen Ring, der das starre Gewebe des Dornes darstellt. Dabei ist auch das „Mark“ ziemlich verholzt, während jedoch die „Rinde“ unsklerotisiert bleibt.

Vergleichen wir die Ausbildung der Mestomscheiden in verschiedenen Organen derselben Art, so ergeben sich auch hier oft sehr wesentliche Unterschiede zwischen unteren und oberen Internodien, dem Stengel und den Blatteilen. Hier fehlt der innere Teil desselben im Stengel, der Hadrombeleg, fast nie. Wir vermissen ihn vollständig bei *Berula angustifolia* (vergl. p. 237). Auch *Oenanthe Phellandrium* zeigt ihn in unteren Teilen seines Stengels äußerst schwach, doch besitzen die Gefäßbündel bereits im Gefäßteil selbst genügendes Mestomgewebe. In höheren Internodien tritt hier dann allmählich ein wohlausgebildeter Hadrombeleg zutage. Völliges Ausbleiben eines Leptombeleges im gesamten Stengel ist oben p. 236 schon erwähnt. Dagegen wird der starke kollenchymatische Leptombeleg in unteren Internodien von *Angelica silvestris* nach oben hin immer schwächer und verschwindet bald ganz. Bei *Heracleum Sphondylium* wandelt sich der ebenfalls sehr starke kollenchymatische Leptombeleg (Taf. I, Fig. 9) ganz am Grunde des Stengels mit der Höhe der Internodien immer mehr in einen sklerenchymatischen um, während wir bei *Pimpinella Saxifraga* nur am Grunde des Stengels einen sklerenchymatischen Leptombeleg beobachten, der weiter oben bald verschwindet. Im Blattstiel fehlt der Leptombeleg in den regulären Gefäßbündeln niemals, wohl mit dem Fehlen eines Sklerenchymringes in Zusammenhang zu bringen; dagegen unterbleibt hier die Ausbildung eines starken Hadrombeleges häufig, so bei *Eryngium maritimum, Bupleurum falcatum,* sowie *Oenanthe Phellandrium* und *Oe. fistulosa.* Da ist dann zu sehen, daß, wenigstens bei ersteren, ein starkes pheripherisches System allein die Biegungsfestigkeit gewährleistet.

---

[1]) l. c. p. 11.

In der Blattlamina treten wieder die Mestomscheiden bedeutend an Stärke zurück. Die Fälle, in denen sie vollständig auf beiden Seiten die Gefäßbündel bis in deren hohe Verzweigung hinein begleiten, sind spärlich; außer bei den monokotylenähnlichen Eryngien *E. agavifolium* und *E. Lasseauxii,* wo beide Teile der Mestomscheide noch hoch im Blatte sehr gut entwickelt sind, beobachten wir dies auch in weniger starkem Maße bei *Peucedanum officinale, P. austriacum* und *P. longifolium,* bei denen auch die Gefäßbündel längs des Blattrandes zum Teil noch eine vollständige Mestomscheide besitzen.

Was die Qualität dieser Mestomscheiden in den verschiedenen Teilen des Blattes anlangt, so walten hier sehr wechselnde Verhältnisse ob. *Heracleum Sphondylium* besitzt z. B. im Blattstiel nur kollenchymatische Mestomscheiden, ebenso *Anthriscus silvestris, Peucedanum austriacum* und andere; *P. officinale* und *Laserpitium gallicum* haben dagegen nur sklerenchymatische. Jedoch ändern sich bei anderen, wie *Pimpinella Saxifraga,* die Stereome der Mestomscheiden sehr stark. Hier sind dieselben in den Blattscheiden sklerenchymatisch und werden im Blattstiel, wenigstens in der Region der Fiederung, kollenchymatisch. Viele weitere ähnliche Fälle sind aus der Zusammenstellung zu ersehen.

Im Anschluß daran möchte ich auf einige Fälle aufmerksam machen, bei denen ein Wechsel der Bedeutung oder Funktion des betreffenden Stereomsystems in den verschiedenen Regionen des Pflanzenkörpers stattfindet. Wir haben eben gesehen, daß *Peucedanum Oreoselinum* im Stengel einen gut ausgebildeten Libriformzylinder besitzt, dem gegenüber das peripherische System von untergeordneter Bedeutung ist, sodaß der Sklerenchymzylinder allein als das Organ der Biegungsfestigkeit angesehen werden muß; anders im Blattstiel. Hier können nur die subepidermalen, verholzten Bündel mechanisch wirksam sein, da das Mestom völlig seiner mechanischen Scheiden entbehrt. Dazwischen zeigt die Blattscheide wieder ein etwas abweichendes Verhalten, indem hier der Leptombeleg außerordentlich stark und total verholzt ist.

In anderer Weise zeigt *Peucedanum alsaticum* folgende Verhältnisse. Die Leptombelege sind im ganzen Stengel sehr stark entwickelt, insbesondere am Grunde und bestehen aus starken Elementen verholzter Sklerenchymfasern. Dabei ist der innere Teil der Gefäßbündel, also der Hadrombeleg, am Grunde (vgl. p. 235) ganz enorm ausgedehnt, weit ins Mark hineinreichend, sodaß auf der Hand liegt, daß am Grunde die Aufgabe der mechanischen Festigung hauptsächlich von den ursprünglichen Mestomscheiden geleistet wird. Dazu ist am Grunde der Sklerenchymzylinder nur angedeutet, und die Anlage eines sekundären Libriformgewebes durch das Kambium ist hier ganz minimal, fast verschwindend. In oberen Teilen dagegen tritt die Mestomscheide, vor allem der Hadrombeleg, ganz gewaltig zugunsten der Libriformscheide zurück, welche hier, wie bei den meisten anderen Arten, den Hauptanteil an der Festigung wieder übernehmen dürfte.

Man sieht, daß innerhalb ganz enger Verwandtschaftsgrenzen die mannigfaltigsten Variationen ohne irgendwelche erkennbare Regel auftreten. Es dürften diese Verhältnisse, so interessant sie an und für sich wohl sind, bei der systematischen Beurteilung für die Charakterisierung größerer Gruppen gar nicht in Betracht kommen, jedoch für die Artcharakteristik willkommene Anhaltspunkte bieten.

Nur im Hinblick auf die Standortsverhältnisse ist in dem Unterschied zwischen oberen und unteren Indernodien eine Regelmäßigkeit zu erkennen. Alle echten Landpflanzen haben am Grunde ihres Stengels ein oft enorm entwickeltes Stereomsystem. Als Beispiel kann außer den bereits oben angeführten schließlich jede beliebige Art dienen. Die Wasserpflanzen dagegen, von denen wir in *Cicuta virosa, Oenanthe Phellandrium, Oenanthe fistulosa, Berula angustifolia* etc. typische Vertreter besitzen, zeigen am Grunde ihres Stengels, also da, wo derselbe meist submers ist, eine nur minimale Anlage der mechanischen Systeme. Innerhalb derselben Gattung ist dieser Unterschied zwischen Land- und Wasserpflanzen sehr klar bei *Oenanthe Phellandrium* und *Oenanthe inebrians.* Ersteres hat in seinem bekannten kolossal angeschwollenen unteren Stengelabschnitt nur sehr wenig mechanisches Gewebe, *Oenanthe inebrians* dagegen am Grunde seines Stengels einen Sklerenchymring von bedeutender Ausdehnung und außerordentlich starker nachträglicher Vermehrung durch Kambiumtätigkeit, wie man ihn nur selten beobachten kann. Daß hier oft nur geringe Standortsverschiedenheiten maßgebend sein können, zeigen *Oenanthe fistulosa* und *Oenanthe Lachenalii.* Ersteres, eine echte Wasserpflanze, hat am Grunde seines Stengels schwaches mechanisches

Gewebe, letzteres dagegen, das sich auf feuchten Wiesen findet, besitzt am Grunde einen sehr stark ausgebildeten Sklerenchymring.

Ich habe im Vorhergehenden nur die Verhältnisse berücksichtigt, welche die Gefäßbündel der regulären Ringe bieten, dabei die der markständigen, die sich bei Umbelliferen bekanntlich bei einer großen Artenzahl vorfinden, ganz vernachlässigt. Daß die Stereomgruppen, welche im Anschluß an markständige Gefäßbündel, sei es im Stengel oder im Blattstiel, auftreten, nicht zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit, sondern nur lokalmechanischen Zwecken dienen, ist nach ihrer Lage in der neutralen Achse der Organe selbstverständlich. Schon die Tatsache, daß die markständigen Gefäßbündel bedeutend weniger mechanisches Gewebe besitzen als diejenigen des regulären Ringes, läßt uns über die mechanische Bedeutung der markständigen Gefäßbündel nicht im Zweifel. Wie im einzelnen die markständigen[1]) Gefäßbündel gefestigt sind, ist außerordentlich verschieden. Diejenigen im Stengel von *Silaus pratensis*[2]) werden einfach so gestützt, daß das Grundgewebe in ihrer Umgebung sklerotisiert und eine schwache Umhüllung bildet, die in akropetaler Richtung stets an Bedeutung abnimmt Im Blattstiele dagegen sind die markständigen Gefäßbündel hier kaum mit Festigungseinrichtungen versehen. Andererseits ist häufig zu beobachten, wie auch van Noenen[3]) hervorhebt, daß ein regelrechter Leptombeleg entwickelt wird, derselbe aber infolge der zentrischen Umformung der Gefäßbündel in das Innere des Siebteiles wandert und hier einen zentralen Kollenchym- oder Baststrang darstellt; so außer im Blattstiel von *Peucedanum officinale* auch im Stengel von *Oenanthe pimpinelloides* in Form von verholzten Bastfasern, im Blattstiel von *Eryngium campestre, Angelica silvestris, Daucus Carota* und *Heracleum Sphondylium* von Kollenchym.

Es liegt demgegenüber der Gedanke nahe, daß die markständigen Gefäßbündel dafür im Vergleich zu den regulären mehr Leitungselemente führen, d. h. besser der Stoffleitung angepaßt sind. Im allgemeinen läßt sich das nicht ohne weiteres beweisen. Einzelne Fälle dürften vielleicht aufklärend in dieser Beziehung sein. So fällt uns auf, daß im Blattstiel von *Imperatoria Ostruthium* ein markständiges Gefäßbündel bedeutend mehr Leitungselemente besitzt als ein peripherisches, ohne daß eine Verschmelzung mehrerer markständiger Gefäßbündel anzunehmen wäre. Ich konnte sogar einmal beobachten, daß bei dieser Art die markständigen Gefäßbündel fast doppelt so groß waren als die regulären. Auch bei *Peucedanum ruthenicum* läßt sich ganz deutlich wahrnehmen, daß die im regulären Ringe zum größten Teil aus Stereom, besonders Leptombelegen, bestehen, im Gegensatz zu den markständigen, die dafür viel mehr Mestom aufweisen.

---

[1]) cf. Schwendener, Mech. Prinzip. p. 135 ff.

[2]) cf. Weis, Beitrag zur Kenntnis der markständigen Gefäßbündel. (Bot. Ztg. 1872.)

[3]) l. c. p. 14.

IV. Modifikationen des mechanischen Systems in dorsoventralen Organen.

A. Plagiotrope Blattorgane.

Ich habe im Vorhergehenden das mechanische System zu schildern versucht ganz ohne Rücksicht auf die Symmetrie der Organe, in denen es zur Ausbildung gelangt. Daß die Konstruktion konstant plagiotroper Organe, wie sie die Blätter in erster Linie darstellen, infolge der einseitigen mechanischen Inanspruchnahme — sie repräsentieren einseitig eingespannte horizontale Träger — sich von der allseitig in gleicher Weise biegungsfesten senkrecht stehenden Hauptachse deutlich unterscheidet, ist seit Schwendeners[1]) Untersuchungen bekannt. In neuerer Zeit hat uns besonders Ursprung[2]) mit den mechanischen Eigenschaften der Blattstiele und Blattscheiden bekannt gemacht und dabei einiges über ihre dorsoventrale anatomische Struktur mitgeteilt. Daß neben der mechanischen Beanspruchung durch den einseitig wirkenden Zug und Druck, auch andere Faktoren, besonders die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen, für die Ausbildung mit maßgebend sind, ist nicht zu leugnen; indessen soll auf diese Verhältnisse hier nicht eingegangen werden. Diese sogenannten „Zug- und Druckseiten" entstehen bei Umbelliferen dadurch, daß auf der Unterseite eine stärkere Anlage der subepidermalen Stereome oder der aus starren Elementen zusammengesetzten Mestomscheiden, meist der Leptombelege, stattfindet, wodurch die für die Erreichung einer guten Biegungsfestigkeit des ganzen Organs wichtigste Unterseite am besten den angreifenden Druckkräften Widerstand zu leisten vermag. Schwendener hat uns nur Angaben über die anatomischen Verhältnisse der Blattspreiten gemacht, über die im Blattstiel liegen außer von Ursprung wenig Beobachtungen vor.

Die Blattspreiten, die ja in den weitaus meisten Fällen eine total horizontale Lage einnehmen, sind durch die Stereome in ihren Rippen biegungsfest gebaut. Wie wir bereits oben gesehen haben, können die hypodermalen Stränge, welche die Gefäßbündel begleiten, auf der Ober- wie Unterseite gleichmäßig entwickelt sein, aber auch hier und da ist schon eine Bevorzugung der Unterseite zu erkennen. So bei *Pimpinella magna* und *Peucedanum officinale,* wo dies naturgemäß in der Mittelrippe am deutlichsten zu sehen ist. Auch Klausch[3]), der den mechanischen Einrichtungen der Bupleurum-Blätter ziemlich eingehende Beachtung schenkte, teilt uns mit, daß bei den Arten mit grasartigen Blättern „auf der Unterseite der Blätter die subepidermalen Kollenchymstränge diejenigen an der

---

[1]) Mechan. Prinzip. p. 77 ff. p. 156 f.

[2]) Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Biblioth. Bot., Heft 60 1903, p. 42 ff.)

[3]) c. l. p. 14.

Oberseite meist weit übertreffen". Weitere zwölf Arten besitzen „außerordentlich geringe mechanische Elemente und diese dann immer nur auf der Unterseite". Ähnlich verhalten sich auch manche Bupleurum-Arten mit netzadrigen Blättern.1) Daraus schließt Klausch, „daß sich das Kollenchym vorzugsweise auf der Blattunterseite vorfindet, während die festeren, aber abgestorbenen Bastzellen (Klausch meint den Hadrombeleg, der bis nahe an die obere Epidermis heranreicht) fast ausschließlich auf der Oberseite auftreten. Trotzdem könne man nicht behaupten, daß deshalb die Oberseite im ganzen besser situiert sei als die Unterseite, da in der Regel die auf der Blattunterseite gelegenen Kollenchymstränge weit mächtiger entwickelt sind als die der Oberseite". Diesen Erörterungen Klausch's kann ich mich nur anschließen. Wie dann aus der Übersicht I im vorigen Abschnitt zu ersehen ist, wird seine Beobachtung auch bei Vertretern anderer Gattungen bestätigt. Allerdings fehlt es auch nicht an Fällen, die gerade das Gegenteil zeigen. So besitzt die Mittelrippe des Blattes von *Sanicula europaea* auf der Oberseite ein weit über das Niveau der Epidermis sich erhebendes starkes Kollenchymbündel, wogegen dasjenige der Unterseite wohl nicht gerade mäßig, aber immerhin im Vergleich bedeutend schwächer entwickelt ist.

Was nun den Blattstiel anlangt, so muß ich bemerken, daß sich bei Umbelliferen alle Übergänge von rein radiärem Bau, z. B. bei *Hydrocotyle bonariensis* und anderen H.-Arten, deren Blätter sich senkrecht von dem horizontalen Rhizom erheben, zu typisch dorsoventralem, z. B. bei *Daucus-Carota, Heracleum Sphondylium* usw. vorfinden. Die Dorsoventralität der letzteren ist anatomisch dadurch charakterisiert, daß die Gefäßbündel in einem nach oben offenen ∨- oder ⊔-förmigen Bogen angeordnet sind.2) Dementsprechend zeigt die Oberseite des Blattstieles in den meisten Fällen eine mehr oder weniger tiefe Rinne, deren biologische Funktion hier nicht berührt werden soll. Häufig auftretende markständige Gefäßbündel also solche, die innerhalb dieses Bogens verlaufen, haben in mechanischer Hinsicht kaum eine Bedeutung. Regelmäßig ist nun die Erscheinung zu beobachten, die auch schon Courchet3) aufgefallen ist, daß die größeren Gefäßbündel mit ihren auch größeren mechanischen Scheiden auf der Unterseite liegen, während die Gefäßbündel nach der Oberseite zu stets an Größe abnehmen. Hierbei kann die Ausbildung der wirksamen Stereome in den allerweitesten Grenzen schwanken. So zeigt, um nur ein Beispiel aus vielen ähnlichen anzuführen, *Oenanthe peucedanifolia* den inneren Teil der Mestomscheide nur auf der Unterseite aus verholzten Elementen bestehend, und auch *Peucedanum longifolium* weist dasselbe Gewebe ebenfalls nur auf

---

1) l. c. p. 20, 21.

2) Vergl. die zuverlässigen Abbildungen bei G. de Lamarlière, l. p. p. 32, 49, 106, 107, 113 usw.

3) Les Ombellifères en général et les etc. Montpellier 1882. Nach Drude l. c. p. 81.

der Unterseite in typischer Ausbildung auf. Sehr einfache und lehrreiche Verhältnisse bietet in dieser Beziehung *Palimbia salsa* (Taf. IV, Fig. 1). Die im Blattstiele eines grundständigen Blattes bei der untersuchten Pflanze vorgefundenen fünf Gefäßbündel verteilen sich im Querschnitt so, daß das weitaus größte derselben auf die Unterseite zu liegen kommt, die beiden mittleren in die Gegend der neutralen Zone, die beiden kleinsten dagegen unter die beiden Kanten der Oberseite. Aber nicht nur in der Größe, sondern auch in ihrer Gestalt zeigen die fünf Gefäßbündel im Blattstiel von *Palimbia salsa* sehr auffallende Unterschiede. Der größte Teil des unteren Bündels besteht, wie man sofort erkennt, aus verholzten Sklerenchymfasern, die ganz entschieden hier auf der „Druckseite" das Organ der Biegungsfestigkeit darstellen. Die Mestomscheiden der kleinen nach oben zu gelegenen Gefäßbündel sind relativ und auch quantitativ bedeutend geringer ausgebildet, ja in den beiden kleinsten Bündeln verschwinden die mechanischen Elemente auf der inneren Seite sogar vollständig.

Die subepidermalen mechanischen Stränge können bei den verschiedenen Arten annähernd gleich ausgebildet sein; dann ist in dieser Beziehung der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite weniger deutlich. Aber diese Fälle sind im allgemeinen nicht so häufig, ich erwähne sie beispielsweise für *Eryngium maritimum, Peucedanum officinale* und *Anthriscus silvestris.* In vielen anderen Fällen heben sich die Bündel, welche die beiden auf der Oberseite liegenden Leisten ausfüllen, durch bedeutendere Größe von den übrigen ab. Dies ist der häufigste Fall. Ohne näher auf mehrere Beispiele einzugehen, möchte ich auch hier wieder auf *Palimbia salsa* hinweisen. Den oben erwähnten fünf ungleich großen Gefäßbündeln entsprechen fünf ungleich große subepidermale Kollenchymstränge; jedoch liegen die größten derselben hier auf der Oberseite, d. h. der auf Zug beanspruchten Partie des Organs. Die mechanische Bedeutung und Leistungsfähigkeit des Kollenchyms, die von Ambronn[1]) bekanntlich eingehend untersucht wurde, besteht darin, daß das Kollenchym genau so gut mechanischen Zugkräften zu widerstehen vermag, als verholzte Sklerenchymfasern, jedoch mit dem Unterschiede, daß das Kollenchym eine stärker bleibende Dehnung erfahren kann. Für unser Beispiel scheint es, sofern man überhaupt die Einwirkung der mechanischen Kräfte in so bedeutendem Maße als formbildend ansehen will, als ob das Kollenchym dem auf der Oberseite herrschenden Zug besser zu widerstehen geeignet sei als die verholzten Sklerenchymfasern der Mestomscheide, die ihrer Hauptmasse nach nur auf der dem Druck ausgesetzten Unterseite zur Ausbildung gelangen. Wir sehen also, daß im Blattstiel von *Palimbia salsa* — eine Menge Arten aus anderen Gattungen verhalten sich ähnlich — dasjenige mechanische Gewebesystem, welches dem Druck zu widerstehen hat, aus verholzten Sklerenchymfaserbündeln besteht, die sich den Mestombündeln anschließen, während auf der Oberseite das dem Zug ausgesezte Gewebe von subepidermalen Kollenchymsträngen gebildet wird, die hier auf der „Zugseite“ auch stärkere Ausbildung erfahren.

---

[1]) Entwicklungsgeschichte und mechanische Eigenschaften des Kollenchyms. p. 518 ff.

Der soeben besprochene Fall zeigt also eine quantitativ verschiedene Anlage der einzelnen mechanischen Systeme auf Ober- und Unterseite, in der verschiedenen Größenausdehnung der betreffenden Bündel. Die Elemente, welche die Bündel hierbei zusammensetzen, sind innerhalb desselben Systems völlig die gleichen. Daß aber auch als ein weitergehendes Charakteristikum der Dorsoventralität die Elemente desselben mechanischen Gewebesystems vielleicht durch die Verschiedenheit der einwirkenden mechanischen Kräfte eine Veränderung erfahren können, also der Unterschied zwischen „Druck- und Zugseiten“ auch in den Elementen desselben Systems zum Ausdruck kommt, sollen uns andere Beispiele lehren. Besonders abhängig in dieser Beziehung erwies sich der Grad der Verholzung der Zellwände. Nicht allein bei den rein mechanischen Zellen, sondern auch bei denen des Grundparenchyms scheint durch die wirkenden Druckkräfte der Grad der Verholzung sich zu bestimmen. So beobachtete ich im Blattstiel von *Peucedanum Petteri* das Grundparenchym außerhalb des Gefäßbündelbogens nur auf der „Druckseite“ verholzt (Taf. IV, Fig. 2), auch *Peucedanum longifolium* weist ähnliche Verhältnisse auf.

Klarer noch ist die Abhängigkeit der Verholzung des subepidermalen Kollenchyms von dessen Lage auf Ober- oder Unterseite. Wie oben besprochen ist bei vielen Arten, besonders der Gattungen *Peucedanum* und *Eryngium* die Verholzung der subepidermalen Bündel so durchgehend, daß ein Unterschied der Elemente auf der Ober- und Unterseite nicht feststellbar ist. Es zeigen andrerseits, wie wir gesehen haben, viele Umbelliferen ihre subepidermalen Bündel aus reinem Kollenchym bestehend, das nirgends auch nur eine Spur von Sklerosierung und Verholzung aufweist. Dagegen ist bei den Arten, die beginnende, oder wenn man will, rudimentäre Verholzung (vergl. p. 18) ihrer subepidermalen Stränge aufweisen, die Erscheinung deutlich zu beobachten, daß die Sklerotisierung und Verholzung am stärksten ist in den Bündeln der Unterseite, denjenigen also, welche Druckkräften ausgesetzt sind. Als typisches Beispiel führe ich *Angelica silvestris* an (Taf. IV, Fig. 3). Wir sehen, daß die subepidermalen Kollenchymstränge, die in den beiden Leisten auf der Oberseite verlaufen, nur eine geringe bis verschwindende Verholzung zeigen. Dagegen sind die Bündel auf den Flanken und besonders auf der Unterseite des Blattstieles durchweg verholzt. Da bei *Angelica silvestris* Mestomscheiden nicht zur Ausbildung kommen, so ist die mechanische Funktion, d. h. die Gewährleistung von Biegungsfestigkeit hier allein auf die subepidermalen Bündel übertragen. Das Charakteristische aber in diesem Fall, auf das ich hingewiesen haben möchte, ist der Unterschied zwischen den Elementen auf der „Zugseite“, die reine Kollenchymfasern darstellen, und denen der „Druckseite“, welche infolge ihrer Verholzung mehr den Charakter echter sklerotischer Fasern besitzen. Der Blattstiel von *Peucedanum alsaticum* zeigt ebenfalls die geschilderte Erscheinung, unverholzte oder nur wenig verholzte Kollenchymbündel auf der Oberseite und verholzte aus Kollenchym hervorgegangene Bündel auf der Unterseite, allerdings erst in oberen Teilen des Blattstieles, bereits im Bereiche der Fiederung. Im eigentlichen Blattstiel ist ein Unterschied zwischen den subepidermalen Bündeln infolge durchgehender Verholzung und wohl auch infolge der kolossalen Entwicklung der Mestomscheiden, denen gegenüber hier das peripherische System etwas in seiner mechanischen Leistung zurücktritt, weniger klar. Auch *Oenanthe peucedanifolia* fand ich mit ganz ähnlichem Verhalten.

Jedoch ist auch ein Fall zu erwähnen, der total eine Ausnahme von der Regel macht. Wir sehen, daß im Blattstiel von *Daucus Carota* (Taf. III, Fig. 4), im Bereiche der Fiederung auf der Oberseite in der Mitte der Rinne sich ein subepidermales Bündel findet, dessen Elemente sehr stark verholzte Fasern sind. Die beiden Kollenchymstränge, welche in den die Rinne bildenden Leisten liegen, zeigen an ihrem unteren Ende nur wenige Zellen sklerotisiert. Dagegen sind die peripherischen Bündel der Unterseite völlig frei von verholzten Zellen und bestehen aus typischem Kollenchym. Der Blattstielgrund ganz horizontal gewachsener Blätter zeigt aber dasselbe Verhalten wie *Angelica silvestris.* Bedenken wir jedoch, daß die Druck- und Zuglinien am Grunde ganz anders verlaufen, als in weiter nach oben gelegenen Regionen, so läßt sich die Verschiedenheit im Bau vielleicht auf die veränderten mechanischen Verhältnisse zurückführen.

B. **Dorsoventralität im Spross.**

Die Verhältnisse, wie ich sie für den Blattstiel von *Angelica silvestris* schilderte, leiten dann unmittelbar über zu solchen in den Sprossen, wo bisweilen ein ähnlicher Unterschied zwischen „Zug- und Druckseiten“ auftreten kann. Die Beobachtungen im Blattstiel von *Daucus Carota,* dessen wechselnde Struktur anscheinend mit dem wechselnden Verlauf der Zug- und Drucklinien zusammenhängt, lassen uns über die wahren Ursachen der Dorsoventralität nur Vermutungen anstellen. Hierüber können nur experimentelle Untersuchungen sichern Aufschluß gewähren.

Ich erinnere sodann an die Beobachtungen, die man über die Einwirkung von Zugkräften auf noch in Entwicklung begriffene Pflanzenorgane, besonders Ranken,[1]) gemacht hat und wobei eine sehr wesentliche anatomische Veränderung der dem Zug ausgesetzten Teile zu beobachten ist. Ebenso hat Hegler[1]) Versuche angestellt, wobei er zu dem Ergebnis kam, daß ein wachsendes Organ, welches längere Zeit der Wirkung einer Zugkraft ausgesetzt wird, dadurch bedeutend leistungsfähiger wird, was nur auf einer Verstärkung der mechanischen Elemente beruhen könne. Indessen haben sich seine Untersuchungen als irrig erwiesen, seitdem durch die Untersuchungen Balls[2]) und vor allem Büchers[3]) dargetan wurde, daß ein allseitig gleichmäßig wirkender Längszug ohne Einfluß auf die Ausbildung und Festigung der mechanischen Gewebe ist. Die genannten Autoren haben festgestellt, daß ein in wagerechter Lage befestigter wachstumsfähiger Sproß, der also an seiner geotropischen Aufwärtskrümmung verhindert ist, sehr starke dorsoventrale Struktur erhält, indem das Festigungsgewebe der Unterseite nicht zur typischen Ausbildung gelangt, dasjenige der Oberseite dagegen eine sehr bedeutende Stärke erreicht.

---

[1]) cf. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanat. p. 171ff.

Nun hat Ricome[4]) gerade an Umbelliferen sehr interessante Untersuchungen gemacht. Er hat zwar hierfür nur die Fruchtstiele, d. h. die Doldenstrahlen berücksichtigt, weniger die unteren Seitenäste. Er hat gefunden, daß bei *Heracleum Sphondylium* die peripherischen, also horizontal stehenden Doldenstrahlen, einen stark dorsoventralen Bau zeigen. Dieser äußert sich, was die mechanischen Gewebe anlangt,[5]) darin, daß das Kollenchym auf der Oberseite in Strängen aus kräftig verdickten Zellen sich findet, auf der Unterseite dagegen in breiten subepidermalen Platten auftritt, deren Zellen weitlumiger sind als die der Oberseite und schwächere Wandverdickungen aufweise; die Unterschiede im Gefäßbündelzylinder sind weniger auffallend, treten erst bei entsprechenden Versuchen deutlicher hervor. Was die farblose Rinde anlangt, so ist auf der Unterseite eine bedeutend stärkere Entwicklung derselben zu beobachten als auf der Oberseite, auch sind die Zellen unten bedeutend weitlumiger. Bei *Daucus Carota* liegen die Verhältnisse ähnlich. Ebenso sollen[6]) *Crithmum maritimum, Peucedanum Cervaria* und *Archangelica officinalis* dieselbe Dorsoventralität ihrer Seitenstrahlen aufweisen, während eine solche bei *Anethum Foeniculum, Laserpitium Gallicum, Scandix Pecten Veneris* und *Bupleurum fruticosum* nicht so deutlich sei. Die experimentellen Untersuchungen haben dann das Ergebnis geliefert,[7]) daß bei *Heracleum Sphondylium* die Gestalt der Kollenchymbündel abhängig ist von der Richtung des einfallenden

---

[1]) cf. Pfeffer, Pflanzenphysiol. 2. Aufl. Bd. II. p. 148ff.

[2]) Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 39. 1904.)

[3]) Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropische Induktion. (Jahrb. f. wissensch. Bot. Bd. 43. 1906.)

[4]) Ricome, H., Recherches expérimentales sur la symétrie des Rameaux floraux. (Ann. d. scienc. nat. Sér. 8. Bot. T. VII. 1898. p. 293.)

[5]) l. c. p. 309ff.

[6]) l. c. p. 314.

[7]) l. c. p. 344ff.

Lichtes, die Qualität der Kollenchymzellen dagegen von der Art der Belastung, und zwar so, daß auf der jeweiligen Druckseite die Kollenchymzellen weitlumig und schwach verdickt sind, auf der Zugseite dagegen eine starke Verdickung ihrer Wände erfahren. Zu demselben Ergebnis kommt Ricome dann bei Belastungs- und Beleuchtungsversuchen mit *Daucus Carota* und *Archangelica officinalis*. Außer den Veränderungen des peripherischen Kollenchyms haben sich auch solche des Gefäßbündelzylinders ergeben, die hauptsächlich darin bestehen, daß bei stärkerer Belastung eines peripherischen Doldenstrahles eine starke Ausbildung des Holzes auf der Unterseite zu beobachten war.[1] Jedoch tritt diese Erscheinung im Vergleich zu der, welche das peripherische Kollenchym bietet, in den Hintergrund.

Es lag ursprünglich nicht in meiner Absicht, die Verhältnisse in den Doldenstrahlen in meine Betrachtungen hereinzuziehen, da sie doch bereits der Region der Fortpflanzungsorgane angehören. Durch die Untersuchungen Ricomes jedoch, dessen Beobachtungen mir von großer Bedeutung erschienen, sah ich mich angeregt, auch in dieser Richtung einige Beobachtungen anzustellen. Ich bin dabei, was meine anatomischen Untersuchungen anlangt, in einigen Punkten zu besonderen Ergebnissen gekommen, zur Beobachtung von Verhältnissen, die Ricome offenbar übersehen hat.

Im folgenden seien meine Beobachtungen mitgeteilt:

1. *Heracleum Sphondylium* (Taf. V, Fig. 1).

Was die Gestalt der Gewebekomplexe anlangt, so kann ich die Angaben Ricomes vollauf bestätigen. Ich fertigte Schnitte — ebenso wie bei den anderen Arten — ziemlich nahe an dem Grunde der Doldenstrahlen, also da, wo der Spannungsunterschied zwischen Ober- und Unterseite möglichst groß sein mußte. Da ist zu beobachten, daß in den allermeisten Fällen das breite Kollenchymbündel der Unterseite entweder total sklerotisiert ist und lebhafte Ligninreaktion gibt oder doch ein großer Teil der Zellen diese Verholzung erfahren hat. Auch die seitlichen Bündel zeigen oft verholzte Kollenchymzellen, während dagegen diejenigen der Oberseite solche nur in den allerseltensten Fällen aufweisen. Im übrigen ist die von Ricome erwähnte Erscheinung, daß die Zellen in den oberen Bündeln viel enger sind, dafür aber auch stärker verdickt, sehr gut zu sehen. Die Verholzung der unteren Kollenchymbündel geschieht ganz in der Weise, wie ich es p. 226 geschildert habe.

Auch die farblose Rinde, deren Zellen auf der Unterseite bedeutend weitlumiger sind als oben, zeigt bisweilen eine Verholzung ihrer Zellwände, und zwar in allen beobachteten Fällen nur auf der Unterseite. Die Wände sind ganz schwach verdickt, reichlicher mit Tüpfeln versehen und zeigen mit Anilinsulfat behandelt lebhafte Gelbfärbung.

---

[1] Vergl. Ricomes Abbildung Taf. 11. Fig. 10.

Sind die Dolden nicht besonders stark entwickelt, so kann die Verholzung sowohl des Kollenchyms wie der Rinde unterbleiben, sie ist jedoch in annähernd kräftigen Doldenstrahlen der Peripherie stets deutlich zu beobachten. Ein bisweilen auftretender sklerenchymatischer Leptombeleg scheint von der Dorsoventralität nicht betroffen zu werden.

2. *Peucedanum Cervaria* (Taf. V, Fig. 2).

Die Dorsoventralität der peripherischen Doldenstrahlen äußert sich hier darin, daß zwei Kollenchymbündel der Oberseite sehr stark vortreten und zwei Leisten bilden, welche eine Rinne einschließen. Die Unterseite dagegen ist glatt, das Kollenchym bedeckt hier die gesamte Epidermis. Auf den Seiten liegen je ein bis zwei hypodermale Stereomstränge, ein kleinerer nach oben, ein größerer nach unten. Die engsten und am stärksten verdickten Zellen enthalten die unteren seitlichen Bündel. Die Zellen der beiden obersten vorspringenden Kollenchymbündel sind weitlumiger. Der innere Teil dieser Bündel ist sklerotisiert und zeigt Ligninreaktion, jedoch ist das immer verholzte Zellhäutchen äußerst dünn und seine Gelbfärbung mit Anilinsulfat sehr gering. Am stärksten verholzt sind die beiden unteren seitlichen Bündel, welche bis auf eine subepidermale kollenchymatisch gebliebene Schicht sehr starke Gelbfärbung geben. Die miteinander verschmolzenen unteren Kollenchymbündel, die übrigens kaum den Charakter von Festigungsgewebe zeigen, besitzen nur hier und da Gruppen allerdings stark verholzter Zellen. Der innere Sklerenchym- und Holzzylinder zeigt keine Besonderheiten.

3. *Peucedanum longifolium* (Taf. V, Fig. 3).

Hier tritt die Dorsoventralität wieder sehr deutlich auf. Zwei Kollenchymbündel mit entsprechenden Gefäßbündeln stehen nach oben, drei mit ebensoviel Gefäßbündeln nach unten; die oberen Kollenchymstränge überragen die unteren an Durchschnittsgröße, auch sind ihre Zellen weitlumiger und schwächer verdickt. Letztere Eigenschaft ist also genau umgekehrt wie bei den vorherigen Arten. Dazu kommt noch, daß die drei unteren peripherischen Kollenchymstränge an ihrer inneren Seite verholzt sind, während sich in den oberen Bündeln fast keine verholzte Faser findet. Die fünf Gefäßbündel sind annähernd gleich, besitzen verholzte Leptombelege, die keine dorsoventrale Ausbildung zeigen. Auch die farblose Rinde bietet nichts beachtenswertes.

4. *Oenanthe pimpinelloides* (Taf. V, Fig. 4).

Der Querschnitt durch einen peripherischen Doldenstrahl zeigt uns die sechs subepidermalen Kollenchymstränge gleichgroß ausgebildet. Die drei der Oberseite stehen dichter zusammen und ragen als kleine Riefen über die Oberfläche. Im übrigen ist der Strahl in vertikaler Richtung etwas abgeplattet. Auch hier ist die Erscheinung deutlich zu beobachten, daß das unterste Kollenchymbündel seine Zellen fast sämtlich sklerotisiert und verholzt. In den seitlichen Bündeln finden sich hier und da noch einzelne verholzte Fasern, während sie in den Bündeln der Oberseite in allen von mir untersuchten Fällen fehlten. Sonst läßt sich kein Zeichen einer Dorsoventralität erkennen.

5. *Archangelica officinalis.*

Das mir zur Verfügung stehende lebende Material war leider kümmerlich entwickelt, die Früchte waren nur halbreif, der Sklerenchymzylinder jedoch vollständig verholzt. In den peripherischen Bündeln trat nur der Unterschied zwischen den Kollenchymzellen in Ober- und Unterseite zutage, wo sie auf letzterer bedeutend weitlumiger waren und schwächere Wandverdickungen besaßen.

6. *Angelica silvestris.*

Auch hier sind die peripherischen Doldenstrahlen dorsoventral gebaut, was sich darin äußert, daß oben mehrere Kollenchymbündel als starke mit Haaren besetzte Riefen über die Oberfläche ragen, während die Unterseite ohne solche Riefen ist. Die Kollenchymzellen der Oberseite sind enger und stärker verdickt, die Bündel füllen hier die ganzen Riefen aus. Außerdem ist bei dieser Art die merkwürdige Erscheinung zu beobachten, daß die peripherischen Kollenchymbündel in zwei Teile gespalten sind, einen äußeren hypodermalen und einen inneren mitten in der farblosen Rinde liegenden. Letzterer ist gewöhnlich der kleinere, auf der Unterseite jedoch auch öfters der größere. Auf der Oberseite liegen meist drei bis fünf solcher Doppelstränge, auf der Unterseite dagegen konstant drei. Tritt Verholzung des peripherischen Kollenchyms ein, so werden nur Zellen des inneren Teiles davon betroffen. Oft habe ich auch hierbei eine Dorsoventralität beobachtet, indem nur unten einzelne Zellen im Kollenchym sklerotisiert und verholzt waren. In vielen anderen Fällen aber waren die Bündel der Oberseite genau so gut wie unten sklerotisiert, so daß bei *Angelica silvestris* die Verholzung des peripherischen Kollenchyms nicht von der Lage abhängig zu sein scheint. Auch der Gefäßbündelring zeigt wenig auffallendes. Hier und da finden sich einzelne verholzte Fasern vor den Siebteilen, doch war eine Dorsoventralität in dieser Beziehung nicht zu erkennen.

7. *Daucus Carota* (Taf. V, Fig. 5).

Das peripherische System zeigt außer den bereits von Ricome erwähnten Eigentümlichkeiten nichts besonderes. Dagegen ist im inneren mechanischen System eine Erscheinung zu beobachten, wovon Ricome nichts erwähnt. Der Leptombeleg, der im ganzen Stengel nur schwach kollenchymatisch ist, wird hier in den Doldenstrahlen auf einmal sklerenchymatisch. Dabei kommt insofern eine Dorsoventralität zum Ausdruck, als dieser Leptombeleg nur an den Gefäßbündeln der Unterseite mehrere Schichten stark wird, während er auf der Oberseite aus ganz wenigen verholzten Sklerenchymfasern besteht, mitunter auch ganz fehlt. Sonst sind im Sklerenchym- und Holzzylinder keine Besonderheiten wahrzunehmen. Erwähnen muß ich, daß die Exemplare, die ich untersuchte, aus dem botanischen Garten waren und die Dolden möglichst stark.

Genau so verhält sich *Selinum Carvifolia,* wo die Leptombelege auch nur auf der Unterseite aus mehreren Schichten verholzter Sklerenchymfasern bestehen, während sich auf der Oberseite nur einzelne verholzte Fasern finden.

8. *Orlaya grandiflora.*

Die beiden oberen Kollenchymstränge heben sich als starke Vorwölbungen über das Epidermisniveau. Sie haben größeren Querschnitt als die unteren Bündel und sind aus stärker verdickten Zellen zusammengesetzt. Der Gefäßbündelring hat im Querschnitt die Gestalt eines in vertikaler Richtung zusammengedrückten Fünfeckes. Die verholzten Leptombelege sind auf der Ober- wie Unterseite gleichstark entwickelt.

Ähnlich verhält sich *Aethusa Cynapium,* nur daß hier die Kollenchymbündel auf der Oberseite als hohe Leisten sich erheben und die Gefäßbündel keine Leptombelege besitzen.

9. *Laserpitium gallicum.*

Leider hatten die Exemplare im botanischen Garten keine Früchte getragen. Die peripherischen Doldenstrahlen, die ich untersuchte, zeigten einen annähernd radiären Bau bei fast kreisrundem Querschnitt. Nur die Bündel der Unterseite waren etwas breiter und ihre Zellen weitlumiger und schwächer verdickt. In einzelnen Kollenchymbündeln sowohl der Ober- wie Unterseite zeigten sich einzelne Zellen ganz schwach verholzt.

10. *Pastinaca sativa.*

Die Dorsoventralität besteht hier nur darin, daß zwei Kollenchymbündel auf der Oberseite leistenartig vorspringen. Sonst unterscheiden sich dieselben sowohl an Größe wie an Verdickung und Lumen der Elemente nicht von denen der Unterseite. Auch der Gefäßbündelring ist radiär gebaut.

11. *Bupleurum sachalinense.*

Die peripherischen Doldenstrahlen sind radiär gebaut, höchstens unterscheidet sich das untere Gefäßbündel durch größere Zellumina und Größe des Querschnitts von den oberen.

Ebenso verhält sich *Anethum graveolens*.

12. *Ferula Ferulago.*

Der Bau der peripherischen Doldenstrahlen ist annähernd radiär. Nur auf der Oberseite sind die drei Kollenchymstränge in tangentialer Richtung etwas schwächer und ragen ein wenig über die Oberfläche vor. Die Zellen sind denen auf der Unterseite gleich. Sonst bietet sowohl die Rinde wie der Gefäßbündelring keine Anzeichen von Dorsoventralität.

Zusammenfassung.

Es ergibt sich also, daß bei einer Reihe von Umbelliferen die peripherischen Doldenstrahlen nur einen schwach dorsoventralen Bau zeigen, der sich höchstens nur darin äußert, daß die Kollenchymbündel der Oberseite über die Oberfläche hervorragen und an Stärke der Elemente diejenigen der Unterseite übertreffen *(Archangelica, Orlaya, Aethusa, Laserpitium, Pastinaca, Bupleurum, Anethum graveolens, Ferula Ferulago)*. Dieser Gruppe schließt sich *Angelica silvestris* an, wenn man die Anomalien dieser Art außer acht läßt, die auf die dorsoventrale Struktur keinen Einfluß zu haben scheinen. So weit ich es beobachten konnte, zeigt diese Art also im wesentlichen dasselbe Verhalten wie die der ersten Reihe.

Bei einer zweiten Reihe tritt zu diesen Verhältnissen noch die Erscheinung, daß der sklerenchymatische Leptombeleg in seiner Ausbildung auf der Unterseite entschieden stärker wird *(Daucus Carota, Selinum Carvifolia)*. Etwas ähnliches erwähnt Keller für verschiedene geotropisch aufwärts gekrümmte Fruchtstiele *(Iris sibirica* und *Camassia)*, wo in der unteren Hälfte des Perizykels die Verholzung viel weiter fortgeschritten war als in der oberen Hälfte.[1])

In einer dritten Gruppe, gebildet von *Peucedanum Cervaria, Peucedanum longifolium* und *Oenanthe pimpinelloides,* sehen wir die auffallende Erscheinung, daß das peripherische Kollenchym, genau so wie im Blattstiel von *Angelica silvestris* und *Peucedanum alsaticum* (p. 256 f.) hauptsächlich auf der Unterseite sklerotisiert und verholzt, während die übrigen mechanischen Gewebe geringere Anzeichen einer Dorsoventralität aufweisen.

An diese Gruppe schließt sich *Heracleum Sphondylium* an, das ebenfalls hauptsächlich auf der Unterseite sein subepidermales Kollenchym verholzt, außerdem aber auch eine Verholzung der farblosen Rinde nur auf der Unterseite erkennen läßt.

---

[1]) Vergl. Literaturverzeichnis.

Nach Ricomes Anschauungen gehörten *Heracleum Sphondylium* und *Daucus Carota* zur ersten Reihe, da er die Verholzung des pheripherischen Kollenchyms bei *Heracleum* und die Dorsoventralität des verholzten Leptombelegs bei *Daucus* übersehen hat. Nach seinen Belastungs- und Beleuchtungsversuchen sind die Dorsoventralitätsmerkmale der ersten Gruppe genug erklärt. Wir müssen annehmen, daß nur die peripherischen Bündel der Oberseite aktiv an der Festigung teilnehmen, während auf der Unterseite der Hauptwiderstand gegen den herrschenden Druck offenbar von dem inneren Sklerenchymring geleistet wird, wofür das peripherische System der Unterseite seinen Charakter als Festigungsgewebe verliert. Dennoch wird immer noch in der Rinde der Unterseite ein longitudinaler Druck herrschen. Darauf ist m. E. die Verholzung der primären Rinde in den Doldenstrahlen von *Heraclum sphondylium,* ebenso vielleicht im Blattstiel von *Pencedanum Petteri* (p. 256), zurückzuführen. Dieses wird als passive Erscheinung aufzufassen sein als Schutz der Parenchymzellen der Rinde gegen die Gefahr, zusammengedrückt zu werden.

In einem anderen Lichte sehen wir die Dorsoventralitätserscheinungen der ersten Reihe, wenn wir die Untersuchungen Büchers und die hieran anknüpfenden Betrachtungen Ursprungs berücksichtigen. Danach hat die Ausbildung weiter Kollenchym- und Rindenzellen auf der Unterseite den Zweck, nicht nur eine Steigerung der Druckfestigkeit, sondern auch eine solche der aktiven Druckkraft zu erreichen. Ob diese Theorie jedoch voll und ganz auf die plagiotropen Seitenstrahlen von Umbelliferendolden zu übertragen ist, möchte ich mindestens dahingestellt sein lassen.

Dagegen sind die Erscheinungen, welche die dritte Gruppe darbieten, bei der also auf der Unterseite die Kollenchymbündel sklerotisiert und verholzt sind, bisher nicht erklärt, sondern bedürfen noch der experimentellen Untersuchung.

Nimmt man mit Schellenberg an,[1]) daß der Vorteil von Verholzung der Zellmembran überhaupt darin besteht, daß die Pflanze so ein Mittel gewinnt, Membranen gewissermaßen festzulegen, sodaß sie ihre Form behalten und nicht mehr wachsen können, so werden in unserem Falle, wie ich glaube, die Erscheinungen kaum zu erklären sein, man müßte noch dazu annehmen, daß die verholzten Kollenchymfasern besser den Longitudinaldruck auszuhalten vermögen als unverholzte. Das ist experimentell natürlich sehr schwer zu prüfen. Nach der Ansicht von Sachs[2]) bewirkt die Verholzung in mechanischer Beziehung Steigerung der Härte der Zellhaut und Verminderung ihrer Dehnbarkeit, was sich mit der vorstehenden Vermutung wohl vereinbaren ließe. Was jedoch die Zugfestigkeit verholzter Fasern anlangt, so hat uns Sonntag gezeigt,[1] daß unter Hinweis auf die Textilfasern verholzte Zellmembranen *ceteris paribus* von schwächerer Festigkeit sind als unverholzte. Danach wäre die Verwendung unverholzter Kollenchymzellen auf der Oberseite, der Zugseite, wohl erklärt.

---

[1]) Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellenmembran. (Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. Bd. 29. 1896. p. 265.)

[2]) Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. p. 21, zitiert nach Schellenberg. l. c. p. 238.

Sehr lebhaft jedoch erinnern die Dorsoventralitätserscheinungen in den peripherischen Doldenstrahlen von *Peucedanum Cervaria*, *Heracleum Sphondylium* usw. an die Dorsoventralität der Seitenäste von Fichten und anderen Koniferen. Hier tritt bekanntlich die Erscheinung auf,[2] daß auf der Unterseite sogenanntes Rotholz, auf der Oberseite Weißholz gebildet wird. Wie Sonntag dann festgestellt hat, enthält das Rotholz ungefähr 20 Proz. inkrustierter Ligninsubstanzen mehr als das Weißholz,[3] wobei das Weißholz eine doppelt so große Zugfestigkeit besitzt wie das Rotholz.[4] Dagegen dürfte es nach den Untersuchungen Sonntags nicht als festgestellt erscheinen, welche Faktoren die Ausbildung von Rot- und Weißholz veranlassen. Nach Sonntags Ansicht dürfte das mechanische Moment für die Erklärung von hervorragender Bedeutung sein, jedoch auch die Einwirkung des Lichtes und des Schwerkraftreizes in Betracht gezogen werden müssen, da auch liegende Äste der Strandkiefer Rot- und Weißholz zeigen.[5]

Ich glaube, daß gerade in dieser Richtung, nämlich in der Einwirkung des Lichtes und des Schwerkraftreizes, die bestimmenden Ursachen der geschilderten Dorsoventralität in plagiotropen Doldenstrahlen zu suchen sein werden, daß also eine Art Phototrophie[6] beziehungsweise Geotrophie oder beide zusammen die dorsoventrale Verholzung veranlassen.

Im Anschluß daran muß ich über einige Verhältnisse berichten, welche ich in unteren Seitensprossen zweimal beobachtete. Es betrifft dies erstens *Peucedanum alsaticum*. Man erkennt, daß derselbe im Querschnitt (Taf. IV, Fig. 5) umgekehrt, wie bei horizontalen Ästen der Laubbäume[7] in vertikaler Richtung zusammengedrückt ist. Die Oberseite des ersten Internodiums, also desjenigen, welches noch am stärksten eine horizontale Lage einnimmt, ist annähernd eben, während die Querschnittslinie der Unterseite annähernd die Gestalt eines Halbkreises besitzt. In anatomischer Hinsicht besteht der Unterschied zwischen Ober- und Unterseite darin, daß die subepidermalen Kollenchymbündel, die auf Ober- wie Unterseite ungefähr gleichen Querschnitt besitzen, auf der Oberseite völlig unverholzt sind. Auf der Unterseite dagegen zeigt sich die beginnende Verholzung genau wie im Blattstiel in jedem Bündel bei etwa 6 bis 12 und mehr Zellen. Es liegen also hier dieselben Anzeichen einer Dorsoventralität vor, wie im Blattstiel derselben Spezies und dem von *Angelica silvestris,* ebenso wie bei der dritten Gruppe von Doldenstrahlen. Dann beobachtete ich, daß bei *Eryngium campestre* gelegentlich eine ganz ähnliche Modifikation eintritt. Hier kann man am Grunde starker horizontaler Äste beobachten, daß bei derselben vertikal abgeplatteten Querschnittsform das subepidermale Kollenchym der Unterseite bündelweise viel stärker verholzt ist als auf der Oberseite, wo im Kollenchym gewöhnlich nur vereinzelte Zellen schwach sklerotisiert sind.

---

[1] Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände. (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1901. p. 146 f.)

[2] cf. Hartig, das Rotholz der Fichte (Forstl.-naturw. Zeitschr. V. 1896), und derselbe, Holzuntersuchungen, Altes und Neues. Berlin 1901.

[3] Sonntag, Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 39. 1904. p. 81.

[4] l. c. p. 105.

[5] l. c. p. 104.

[6] cf. J. Wiesner, Über Trophieen, nebst Bemerkungen über Anisophyllie. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. 1895. p. 485.) U. Pfeffer, Physiologie. 2. Aufl. Bd. 2. p. 83.

[7] Vergl. Ursprung, Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 19. 1901. p. 320 ff.)

Weiterhin beobachtete ich, daß bei *Chaerophyllum aureum,*¹) *Oenanthe Lachenalii* und *Daucus Carota* die Verholzung des subepidermalen Kollenchyms in der Hauptachse ganz auffallend nur auf einer Flanke des Stengels sich seigte. Dieses Verhalten der genannten Pflanzen könnte man vielleicht der Einwirkung vorherrschender Winde zuschreiben, so daß man auch in der Hauptachse krautiger Pflanzen analog den Stämmen am Waldrand stehende Fichten²) von einer Zug- und Druckseite reden könnte.

Was im übrigen die Erklärung dieser zuletzt geschilderten Erscheinungen anlangt, so kommen nach meiner Ansicht dieselben Fragen in Betracht wie für das Rot- und Weißholz der Fichte. Indessen läßt sich vor einer experimentellen Untersuchung dieser Verhältnisse nichts mit Bestimmtheit über die Entstehungsursachen aussagen.

---

¹) Wegen der Spezies *Ch. aureum* bin ich etwas im Zweifel. Die untersuchten Exemplare stammten aus dem botanischen Garten Gießen und waren als *Ch. aureum* zu bestimmen. Indessen zeigte das gesamte Material des Herbariums an *Ch. aureum* kein verholztes Kollenchym im Stengel, aus der ganzen Gattung nur *Ch. Villarsii.* Es ist also denkbar, daß entweder eine Varietät der letzteren vorliegt oder die Spezies *Ch. aureum* infolge der Kultur ihre Struktur verändert hat. Lebende Exemplare von natürlichem Standorte konnte ich nicht erlangen. Übrigens fand auch Berthold, Untersuchung zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, I. Teil, Leipzig 1898, p. 76, *Ch. aureum* mit sklerotisiertem Kollenchym.

²) cf. Sonntag 1904. p. 104ff.

V. Der Einfluß des Standortes auf die Ausbildung der Festigungsgewebe.

Es ist mitunter recht schwer, bei Objekten, die direkt der Natur entnommen sind, zu sagen, welche äußeren Faktoren im einzelnen bestimmend auf die Struktur eingewirkt haben. Ich glaube gerade für das mechanische System gilt dies besonders. Wir wissen seit den Untersuchungen Stahls[1]) genau, daß die Ausbildung des Assimilationssystems in sehr starkem Maße direkt abhängig ist von den herrschenden Lichtverhältnissen, unter denen das betreffende Organ sich entwickelt hat. Ebenso können wir durch die Untersuchungen Tschirchs[2]) beobachtete Veränderungen im Transpirationssystem, besonders der Spaltöffnungen, Veränderungen in den Feuchtigkeitsverhältnissen der Luft zuschreiben. Durch denselben Faktor wird die Ausbildung des Wasserleitungssystems in sehr erheblichem Maße in seiner Ausbildung beeinflußt, was ganz experimentell durch die Kulturversuche von Vesque und Viet dargetan wurde. Bodenfeuchtigkeit ist für sich allein nur einer Beeinflussung der Wurzelstruktur fähig, ohne daß die oberirdischen Organe ceteris paribus davon in Mitleidenschaft gezogen würden. Die Veränderungen des mechanischen Systems durch den Einfluß des Lichts können nur indirekte sein. Wenn schon unter allen Bedingungen ein Kampf des Assimilationsgewebes mit dem mechanischen Gewebe um die möglichst peripherische Lage[3]) in den oberirdischen Vegetationsorganen besteht, so können wir diesen Kampf noch am deutlichsten beobachten, wenn wir Individuen verschiedener Standorte untersuchen. An Standorten, die wenig Licht darbieten, wird das Assimilationsgewebe im Stengel und Blattstiel keinen solchen verdrängenden oder einengenden Einfluß auf das mechanische ausüben können, und dementsprechend wird sich die Gestalt der peripherischen Stereome hier in ziemlich weiten Grenzen bewegen.

Anders ist es mit der Natur der mechanischen Zellen. Hier beobachten wir in allen oberirdischen Organen, daß die Pflanze bei zunehmender Lufttrockenheit sich immer mehr von dem Turgor unabhängig zu machen sucht, und deswegen ihre mechanischen Zellen verstärkt, d. h. nur, wenn sie ihre Kraut- oder Staudennatur bewahrt, und sich nicht etwa auf andere Mittel — Sukkulenz usw. — verlegt, um der Dürre widerstehen zu können. Jedoch kommt letzteres für Umbelliferen gar nicht in Betracht. Wir werden bei zunehmender Trockenheit, vor allem der Luft, eine stärkere Verdickung der mechanischen Zellen und auch eine relativ größere Ausdehnung der mechanischen Gewebe[1]) zu erwarten haben. Wir dürfen daher annehmen, daß Exemplare derselben Art, die einmal an trocken-sonnigem, andermal an feucht-schattigem Standort gewachsen sind, miteinander verglichen, uns wohl am besten Aufschluß über die Veränderlichkeit der einzelnen Stereome bieten werden. Da, wie van Noenen behauptet, die einzelnen Stereome in systematischer Beziehung in den verschiedenen Gruppen ganz verschiedenen Wert besitzen, so werden wir damit zu rechnen haben, daß denselben, um mit Volkens[2]) zu reden, eine ganz verschiedene Plastizität gegenüber Standortseinflüssen zukommt.

---

[1]) Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI. 1883. p. 162.)

[2]) Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. (Sep.-Abdr. a. „*Linnaea*“. N. F. Bd. IX. H. 3 u. 4.)

[3]) cf. Schwendener, Mechan. Prinzip. p. 105 f.

Unter den einzelnen Fragen wird uns am meisten die interessieren, ob die Sklerotisierung und Verholzung der peripherischen Kollenchymstränge sich von Standortsverhältnissen abhängig erweist, etwa so, daß bei zunehmender Trockenheit des Standortes auch die Zahl der verholzten Fasern und die Intensität ihrer Ligninreaktion zunimmt. Es wäre das ja denkbar, da Volkens[3]) die Ansicht ausspricht, daß Pflanzen trockener Standorte und Klimate in dem größeren Reichtum an verholzten Zellmembranen ein gewisses „Wasserspeichersystem" besitzen sollen, und Pick[4]) zu dem Ergebnis kommt, daß bei Abnahme der Belaubung — gewöhnlich bei zunehmender Trockenheit des Standortes — „das Kollenchym durch das auf kleinerem Raume gleiche Festigkeit erzielende Sklerenchym ersetzt wird."

Noch ein anderer Faktor durfte nicht außer acht gelassen werden. Im allgemeinen sind die Exemplare von trocken-sonnigem Standort naturgemäß viel stärker dem Winde preisgegeben als solche von feucht-schattigem Standort, gewöhnlich im Innern des Waldes. Dieser höheren mechanischen Inanspruchnahme durch den Wind an trocken-sonnigen Standorten mußte auch ein gewisses Maß formbildenden Einflusses auf die Struktur zuerkannt werden. Aber da sich die Pflanzen gewöhnlich schon durch die Reduktion ihrer Höhe genügend gegen den Wind[5]) zu schützen verstehen und unter gewöhnlichen Umständen eine bedeutend geringere Verzweigung aufweisen als Schattenpflanzen, so glaubte ich diesem Faktor keine genaue Beachtung schenken zu müssen, da ich der Ansicht war, daß die höhere mechanische Inanspruchnahme durch kleineren Wuchs bereits genügend kompensiert ist, und also lediglich Veränderungen durch Trockenheit und Licht in Betracht kommen können. Dennoch wurden aber, soweit es von Wichtigkeit erschien, die Größen- und Habitusverhältnisse genau berücksichtigt.

---

[1]) cf. Grevillius, Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Oeland. (Englers bot. Jahrb. Bd. 23. 1897. p. 57 ff.)

[2]) Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischem Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. des K. bot. Gart. Berlin. Bd. III. 1884. p. 24.)

[3]) l. c. p. 42.

[4]) l. c. p. 19.

[5]) cf. Hansen, Vegetation der ostfriesischen Inseln. p. 27 ff.

Der Gang meiner Untersuchungen war so, daß ich zunächst an einigen Arten, die von möglichst extremen Standorten Material lieferten, die Veränderungsfähigkeit der Stereome ihrer oberirdischen Vegetationsorgane prüfte.

Daran anschließend habe ich dann durch Vergleichen möglichst verschiedenartige Standorte bewohnender nahe verwandter Arten weitere Gesichtspunkte zu gewinnen gesucht.

Bei letzterer Untersuchungsmethode wurde auch Herbarmaterial zum Vergleich herangezogen.

A. **Veränderungen innerhalb derselben Spezies.**

1. *Heracleum Sphondylium.*

Das peripherische System im Stengel verändert sich von feucht-schattigem zu trocken-sonnigem Standort folgendermaßen: Die subepidermalen Kollenchymstränge, die infolge der schwachen Ausbildung des Chlorophyllgewebes in ihrer räumlichen Ausdehnung nur wenig beschränkt sind, nehmen bei Schattenpflanzen eine breite bandförmige Gestalt an. Sie bestehen in radialer Richtung durchschnittlich aus etwa 8 Kollenchymschichten, in tangentialer Richtung zählt man deren fünfzig bis über hundert. Am Grunde des Stengels ist oft zu beobachten, daß die benachbarten Bänder sich soweit in tangentialer Richtung ausdehnen, daß sie sich zu einem fest geschlossenen Ringe vereinigen innerhalb des oben erwähnten verholzten Hypoderms. Bei zunehmender Besonnung und abnehmender Feuchtigkeit der Luft sehen wir die einzelnen Kollenchymstränge in ihrer räumlichen Ausdehnung immer mehr zurückweichen, so daß aus der bandförmigen Querschnittsform nach und nach eine mehr nierenförmige wird, wobei sich dann der radiale Durchmesser eines größeren Bündels verhält zum tangentialen etwa wie 1 : 5.

Ähnliche Verhältnisse, wenn auch nicht in derselben Stärke, ergeben sich in den Blattstielen, wo ebenfalls bei zunehmender Besonnung die Kollenchymbündel ganz bedeutend an tangentialer Ausdehnung einbüßen.

Wesentliche Veränderungen der Leptombelege im Stengel durch Standortseinflüsse sind nicht zu beobachten. Zu erwähnen ist nur, daß die verholzten Elemente derselben bei feucht-schattigem Standort ganz verschwinden können, allerdings nicht bei großen und kräftigen Individuen.

Die Veränderungen des Sklerenchymringes betreffen weniger dessen Gestalt und räumliche Ausdehnung als die Qualität seiner Elemente. Während bei Individuen feuchten Standortes die sekundäre Kambiumtätigkeit sich noch etwa bis zur halben Stengelhöhe verfolgen läßt, bleibt sie bei solchen trockenen Standortes nur auf die untersten Internodien beschränkt. Trotzdem könnte man von einer zunehmenden Ausdehnung des sekundären Sklerenchymzylinders bei zunehmender Trockenheit nicht reden. Demgegenüber ist aber die stärkere Verdickung der Sklerenchymzellen deutlich wahrnehmbar.

Starke Veränderungen in der Blattlamina sind kaum zu beobachten; analoge Verhältnisse, jedoch ganz schwach, zeigen sich, was das peripherische System anlangt, in den Rippen. Die weiteren Auszweigungen der Gefäßbündel in der Lamina scheinen nur durch Vermehrung und Verstärkung der Gefäße auf Trockenheitszunahme zu reagieren, was uns jedoch hier nicht weiter interessiert.

2. *Bupleurum falcatum.*

Hier sind die Gestaltsveränderungen der Kollenchymbündel bei verändertem Standort weniger auffallend als bei *Heracleum Sphondylium.* Wohl können wir eine schwache tangentiale Streckung der Bündel bei Individuen schattigen und mittelfeuchten Standortes beobachten gegenüber denjenigen von sonnigen Standorten, indes sind die Veränderungen des peripherischen Systems hier mehr qualitativer Natur; die Verdickung der Kollenchymzellwände kann nämlich bei feucht-schattigem Standort ganz erheblich hinter derjenigen in Exemplaren von trockenem Standort zurückbleiben. Ebenso ist es im Blattstiel. Auch in der Blattlamina verstärken sich die Elemente der Kollenchymstränge bei zunehmender Besonnung, während eine deutliche Lage- und Gestaltsveränderung der Bündel an sich nicht beobachtet werden konnte.

Dagegen ist die Veränderlichkeit des inneren sklerenchymatischen Systems ganz bedeutend. Nicht nur sind die Elemente bei trockenem Standort bedeutend stärker verdickt, sondern auch die Verstärkung des primären Sklerenchymzylinders durch sekundäre Kambiumtätigkeit ergreift bei trockenem Standort hier fast den ganzen Stengel.

In den Blattorganen sind außer den qualitativen Veränderungen des Kollenchyms keine der Fibrovasalbündel von einschneidender Bedeutung zu beobachten.

Erwähnt sei noch, daß die Pflanzen von trockenem Standort im Durchschnitt eine Höhe von 50 bis 60 Zentimetern, die Schattenpflanzen eine solche von 1 bis 1,20 Metern erreichten. Die in Betracht zu ziehende Höhe der Individuen also bei dieser Spezies weder bei der Veränderung des peripherischen noch des inneren Systems irgend wie von Belang war.

3. *Daucus Carota.*

Was die Standortsfeuchtigkeit anlangt, so konnte ich hier bei unveränderter Besonnung keine wesentliche Veränderung der Stereome beobachten. Pflanzen, die auf mittelfeuchten Wiesen gesammelt waren, unterschieden sich in allen oberirdischen Organen kaum von solchen, die an sterilen, felsigen, der Sonnenglut ausgesetzten Abhängen gewachsen waren. Ein Übergreifen der Verholzung des peripherischen Kollenchyms der Blattstiele auf den Stengel war an den wilden Exemplaren nicht zu erkennen. Wohl konnte man ein schwaches Zurückweichen der sklerosierten Zellen im Kollenchym der Blattstiele feststellen, wenn die betreffende Pflanze schattig und feucht gestanden hatte, sowohl an den wilden, wie kultivierten Exemplaren.

Ganz anders verhielten sich in dieser Beziehung die angebauten Pflanzen, unsere Mohrrüben. Da dieselben meist auf solchen Äckern am besten gedeihen, die einen mittleren Grad von Bodenfeuchtigkeit aufweisen, vielfach auch Bäume eine erhebliche Verminderung der Sonnenstrahlung zur Folge haben, ist der Standort der angebauten Pflanzen meist konstant mittelfeucht gegenüber denjenigen der wilden. Es fällt sofort auf, daß der Stengel der angebauten Mohrrüben eine fast doppelt so große Höhe und Dicke erreicht, als die wilde Stammform. Wir beobachten bei ersterer eine deutliche starke Verholzung des peripherischen Kollenchyms im Stengel, die sich oft über den größten Teil der Bündel erstreckt. Auch ist hervorzuheben, daß der Siebteil häufig einen Beleg aus einer großen Anzahl sklerotisierter und verholzter Fasern erhält. Beide Erscheinungen erstrecken sich auf die ganze Länge des Stengels und auch der Seitenäste. Ich war erstaunt, zu sehen, daß auch Exemplare der angebauten Varietät, die etwas kleiner geblieben waren und nur etwa dieselbe Größe und Dicke erreichten als die wilden, ebenfalls Kollenchym in ihrer Rinde besaßen, wenn auch nicht gerade in allen Internodien.

Im übrigen zeigten die wilden Exemplare eine stärkere Verdickung der Zellen im Sklerenchymzylinder, auch besaß letzterer eine relativ stärkere Ausdehnung als bei den angebauten.

Man sieht also hieraus, daß bei *Daucus Carota* die Verholzung des peripherischen Kollenchyms im Stengel unabhängig ist von bloßen Änderungen des Standortes und zwar der Feuchtigkeit desselben, daß dieselbe vielleicht der Einwirkung veränderter mechanischer Inanspruchnahme unterliegt Denn bei der bedeutend größeren und stärkeren Ausbildung, die die angebauten Pflanzen infolge besserer Ernährung erlangen, wird die mechanische Beanspruchung des Stengels eine viel größere, zumal auch die Dolden bedeutend schwerer werden. Dasselbe scheint für die Ausbildung eines Leptombeleges im Stengel maßgebend zu sein.

4. *Pimpinella Saxifraga.*

Genauere Beobachtungen über diese Art finden sich bei Grevillius[1]); da ich jedoch in einigen Punkten, besonders was den Blattstiel anlangt, zu etwas abweichenden Ergebnissen gekommen bin, seien auch meine Beobachtungen hier mitgeteilt. Es war mir nicht leicht möglich, Pflanzen dieser Spezies von grundsätzlich verschiedenen Standorten zu erlangen — *Pimpinella Saxifraga* verläßt trocken-sterile Abhänge nur sehr ungern. Ich fand dennoch einige Exemplare an einem Flußufer, die infolge irgendwelcher Verschleppung hier im Halbschatten gediehen. Die mechanischen Gewebe des Stengels zeigten sich, was ihre Gestalt und Lagerung anlangt, im großen ganzen unveränderlich. Die Pflanze scheint bei zunehmender Trockenheit nur durch stärkere Zellwandverdickungen in ihren Stereomen zu reagieren. Indes konnte ich auch fesstellen, daß bei den Pflanzen von etwas feucht-schattigem Standort eine Verholzung der Leptombelege nur am Grunde des Stengels stattfand. Oft war derselbe nur auf wenige verholzte Bastfasern reduziert, die an einzelnen Gefäßbündeln sogar auch ganz verschwinden konnten. Dies zeigte sich noch deutlicher im Blattstiel. Hier konnte ein Zurückweichen des verholzten Leptombelegs bei zunehmender Feuchtigkeit des Standortes sehr gut beobachtet werden. Während an Pflanzen von trocken-sonnigem Standort dieses Gewebe von der Blattscheide bis hoch im Blattstiel hinauf zu verfolgen ist, unterbleibt seine Ausbildung an solchen von etwas feucht-schattigen Orten oft vollständig. Das Gleiche gilt hier von den Hadrombelegen, allerdings nicht mit derselben Deutlichkeit. Auch die Sklerotisierung des peripherischen Grundgewebes, der „Rinde“ im Blattstiel zeigte sich ganz außerordentlich abhängig von dem Standort. Bei zunehmender Trockenheit nahmen auch die Wandverdickungen der verholzten Parenchymzellen ganz erheblich zu, während sie bei Exemplaren von etwas feuchtem Standort ihre Wände bisweilen gar nicht sklerotisierten.

---

[1]) l. c. p. 90 f.

Es ist auffallend, daß diese Spezies, von der doch Individuen von nur mäßig verschiedenen Standorten untersucht wurden, eine starke Veränderlichkeit ihres Leptombelegs zeigte, ganz im Gegensatz zu anderen Arten.

Meine Beobachtungen hierin unterscheiden sich sehr wesentlich von denen, die Grevillius an dieser Pflanze gemacht hat. Er beobachtete, daß bei trockenem Standort (Alvarform) im Stengel nur zwei Festigungsgewebe ausgebildet werden, nämlich Kollenchym, sowie Sklerenchym- und Libriformzylinder, während die Normalform (von weniger trockenem Standort) außerdem noch einen verholzten Leptombeleg und verholzte Rinde aufweist. Im Blattstiel konnte Grevillius bei keiner der Formen um die Gefäßbündel Stereome ausgebildet sehen, solches komme nur andeutungsweise vor. Keinesfalls konnte Grevillius eine so deutliche Verstärkung des Leptombelegs bei zunehmender Trockenheit feststellen, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht. Es ist denkbar, daß die Pflanzen, die Grevillius von weniger trockenem Standort zur Verfügung standen, infolge größerer Anlage des ganzen Krautes ihr mechanisches Gewebe mehr beanspruchten, als die Pflanzen vom Alvar. Letztere neigen vielleicht durch ihren bedeutend kleineren Wuchs dazu, ähnlich wie die wilde Form von *Daucus Carota,* ihre verholzten Stereome rückzubilden.

Die oben geschilderte Veränderlichkeit der verholzten Stereome bei *Pimpinella Saxifraga* konnte ich ganz deutlich bei Pflanzen beobachten, die bei verschiedenartigem Standort ungefähr gleiche Größe hatten.

5. *Silaus pratensis.*

Der natürliche Standort dieser Spezies ist die mittelfeuchte Wiese. Dieselbe wird auch nur wenig verlassen. Es gelang mir, Exemplare von trocken-sonnigen Grasabhängen zu erlangen und sie mit solchen zu vergleichen, die auf mehr oder weniger sumpfigen Wiesen gewachsen waren. Letztere waren in allen Teilen stets doppelt so groß, als die ersteren. Es ergab sich, daß sämtliche typische Stereome in Stengel und Blatt kaum eine Änderung zeigten. Die Verholzung des Rindenparenchyms ließ bei steigender Feuchtigkeit nach. Wohl waren die Pflanzen von trockenem Standort durch eine bedeutend stärkere Ausbildung ihrer Stereomelemente gekennzeichnet, sonst glichen sich die Exemplare von verschiedenartigen Standorten vollkommen. Das etwaige Fehlen des verholzten Leptombelegs in Stengel oder Blatt oder überhaupt seine geringere räumliche Ausbildung bei feuchtem Standort konnte niemals festgestellt werden. Hier zeigt sich also keine Veränderlichkeit des Leptombelegs im Gegensatz zur vorigen Art.

6. *Angelica silvestris.*

Das Vorkommen dieser Pflanze bald im tiefen Schatten der Wälder auf feuchtem, ja sogar nassem Substrat, bald auf trockenen sonnigen Grasplätzen ließ eine gute Vergleichung von Exemplaren extremer Standorte zu. Die im feuchten Walde gewachsenen Individuen zeigten stets eine kräftige Entwicklung ihres Krautes in allen Teilen, erreichten nicht selten eine Höhe von 2 Metern und darüber, während die Pflanzen von sonnigem Standort kaum halb so hoch waren. Was nun das peripherische System des Stengels anlangt, so war deutlich zu sehen, daß die kräftig entwickelten Pflanzen aus dem Walde fast in allen Internodien bei der Fruchtreife der Terminaldolde Kollenchymstränge besitzen, in denen die Verholzung einer großen Anzahl von Zellen weit vorgeschritten ist. Demgegenüber zeigten Pflanzen von trockenem Standort meist unverholztes Kollenchym. Bei Pflanzen, die keine starke Größe erreichten und deren Seitenäste auch gering waren, unterblieb auch die Verholzung der peripherischen Kollenchymstränge im Stengel vollständig. In den Blattorganen dagegen war die Verholzung des peripherischen Strangsystems in der bereits oben geschilderten dorsoventralen Weise ausgeprägt, mochten die untersuchten Pflanzen nun im feuchten Walde oder an trockenem Standort gewachsen sein. Eine Verholzung der Leptombelege konnte ich in keinem Falle feststellen. Stets bestanden dieselben aus schwach verdickten Kollenchymzellen, deren Wände eine nur mäßige Verstärkung bei zunehmender Trockenheit des Standortes erkennen ließen. Die Ausbildung der Hadrombelege, ob aus verholzten oder kollenchymatischen Elementen bestehend, ließ im Blattstiel keine bestimmte Abhängigkeit von der Natur des Standortes wahrnehmen.

Diese Spezies lehrt wieder, daß die Verholzung des peripherischen Systems sich nicht von Standortsverhältnissen abhängig zeigt, denn das stärkere Auftreten verholzten Kollenchyms in Exemplaren von feuchtschattigem Standort, und dadurch bedingter kräftiger Ausbildung ihrer Organe und reichlicher Verzweigung spricht dafür, daß hier lediglich die stärkere mechanische Inanspruchnahme für die Verholzung des peripherischen Kollenchyms maßgebend ist.

7. *Seseli annuum.*

Diese Spezies verrät in ihrem gesamten morphologischen und anatomischen Aufbau die enge Anpassung an trockenen Standort. Auch verläßt sie kaum jemals ihren ererbten trockenen Wohnsitz, um ihn mit ausgesprochen feuchten Plätzen zu vertauschen. Ich fand sie demgemäß außer an sonnigen, felsigen Bergabhängen in der Ebene nur in mehr oder weniger trockenen Kiefernwaldungen, wo sie an halbschattigen Plätzen noch gut entwickelt war. Ein Vergleich der Pflanzen von diesen verschiedenen Standorten ergab, daß die Veränderlichkeit der Stereome nur ganz gering ist. Nie waren tief einschneidende Unterschiede in der Ausbildung der Gewebeformen festzustellen. Die starke Entwicklung des Sklerenchymringes im Stengel war überall dieselbe, ebenso diejenige der verholzten Leptom- und Hadrombelege im Stengel und Blattstiel. Die stets typisch entwickelten Kollenchymstränge des peripherischen Systems zeigten ebenfalls keine wesentlichen Gestalts- oder Lageunterschiede. Die Spezies scheint nur durch elementare Verstärkung ihrer Stereome bei zunehmender Trockenheit und Besonnung die mechanische Leistungsfähigkeit zu erhöhen. Wir haben also hier den Fall, daß sämtliche Stereome eine gleiche Konstanz gegenüber Standortseinflüssen zeigen. Damit im Zusammenhang steht die Beobachtung, daß andere Seseliarten, die fast alle gleiche Standorte bewohnen, in anatomischer Beziehung kaum von dieser Spezies abweichen.

B. **Speziesunterschiede zwischen nahe verwandten Formen verschiedenen Standortes.**

1. *Oenanthe Phellandrium, Oenanthe fistulosa* und *Oenanthe Lachenalii.*

Ein Vergleich zwischen diesen drei Arten, von denen die erste stets im Wasser zu finden ist, letztere dagegen stets auf Wiesen mittleren Feuchtigkeitsgrades oft neben *Peucedanum officinale* gedeiht, mag dazu dienen, neue Gesichtspunkte über die Veränderungsfähigkeit der Stereome zu gewinnen. Von *Oenanthe Phellandrium* läßt sich behaupten, daß die äußerst schwache Ausbildung seiner mechanischen Gewebe als eine Anpassung an sein

Leben im Wasser, seine z. T. submerse Lebensweise zu deuten ist. Das Kollenchym des peripherischen Systems ist nur wenig, man kann sagen, nur ganz rudimentär verholzt, da nur in mittleren und oberen Internodien, äußerst selten auch im Blattstiel stengelständiger Blätter, die Verholzung einzelner Kollenchymzellen zu beobachten ist, und auch dann nur schwach. *Oenanthe fistulosa* dagegen zeigt in seinem ganzen Stengel und im Blattstiel das System der peripherischen Bündel recht beträchtlich verholzt (Taf. II, 3) mit bedeutend stärker vorgeschrittenem Umwandlungstadium als bei *Oenanthe Phellandrium.* Ob diese stärkere Verholzung des peripherischen Systems bei *Oenanthe fistulosa* bereits auf den nur wenig geringeren Feuchtigkeitsgrad seines gewöhnlichen Standortes zurückzuführen ist, dürfte mindestens zweifelhaft sein. Betrachten wir erst gar *Oenanthe Lachenalii,* so ergibt sich, daß eine direkte Einwirkung der Feuchtigkeitsverhältnisse des Standortes auf die Verholzung des peripherischen Kollenchyms keinesfalls angenommen werden kann. Diese letztere Spezies zeigt nämlich nur einen äußerst schwachen Rest sklerotisierter Kollenchymzellen in den Strängen ihres peripherischen Systems im Stengel, im Blattstiel dagegen reines Kollenchym. Sie ähnelt in dieser Hinsicht mehr *Oenanthe Phellandrium,* obwohl dieses einen wesentlich andersartigen Standort besitzt. Vergleichen wir dann diese beiden Arten hinsichtlich ihres inneren Skelettes, so ergibt sich folgendes: Der Leptombeleg ist in beiden Arten im Stengel gut entwickelt. Was das Quantitätsverhältnis anlangt, steht hierin *Oenanthe Phellandrium* ein wenig hinter *Oenanthe Lachenalii* zurück, und die Elemente erhalten bei letzterer eine entschieden kräftigere Wandverdickung. Der übrige Teil der Gefäßbündelscheide — der Sklerenchymzylinder erfährt in beiden Arten fast die gleiche Rückbildung — und des Holzfasergewebes zeichnet sich bei *Oenanthe Lachenalii* nur durch die bedeutend stärkere Verdickung der verholzten Zellen aus. *Oenanthe fistulosa* nimmt hier fast in allem eine Mittelstellung ein, doch ist hervorzuheben, daß infolge der deutlicheren, aber immerhin noch sehr schwachen Ausbildung des Sklerenchymzylinders die Gefäßbündelscheiden etwas in den Hintergrund treten.

Es ergibt sich aus dem gesagten, daß bei diesen Oenanthe-Arten keine Zunahme der Sklerotisierung und Verholzung des peripherischen Systems bei zunehmender Trockenheit des Standortes festzustellen ist, daß diese Erscheinungen vielmehr von anderen Verhältnissen abhängig sein müssen, wofür wir zur Zeit noch keine Anhaltspunkte haben. Hinsichtlich des inneren, verholzten, an das Gefäßbündelsystem angeschlossenen Stereome scheint sicher zu sein, daß der Leptombeleg keine wesentliche Abhängigkeit von Standortseinflüssen zeigt, da er in den untersuchten Fällen eine bemerkenswerte Konstanz bewahrt. Das System der Gefäßbündelscheiden ist dasjenige mechanische Gewebe, welches am meisten quantitativ auf Änderung des Standortes reagiert.

2. *Peucedanum Oreoselinum, Peucedanum alsaticum, Thysselinum palustre.*

Diese drei Arten, von denen die letztere der Gattung *Peucedanum* sehr nahe steht, vielfach sogar mit ihr vereinigt wird, zeigen folgende Verhältnisse: *Peucedanum Oreoselium,* vorkommend auf trockenen, felsigen Hügeln, zeigt in Stengel sowohl wie Blatt sein peripherisches Stereomsystem vollständig sklerotisiert und verholzt. Will man dies als Anpassung an seinen trockenen Standort auffassen, so gewinnt dies an Wahrscheinlichkeit, wenn man *Peucedanum alsaticum* in dieser Hinsicht danebenstellt. Dieses kommt auch in mittelfeuchten Wäldern der Ebene vor — nur in solchen Exemplaren stand es mir zur Verfügung — und es läßt sich bei dieser Art beobachten, daß die Verholzung des peripherischen Systems ganz minimal ist. Damit aber läßt sich gar nicht vereinigen, daß bei der ausgesprochenen Sumpfpflanze *Thysselinum palustre* das peripherische Kollenchym recht bedeutend sklerotisiert und verholzt ist. Wenn auch im Stengel dieser Pflanze die Erscheinung etwas zurücktritt, so steht sie doch im Blattstiel keineswegs hinter *Peucedanum alsaticum* zurück. Diese Tatsache lehrt wiederum, daß die Verholzung des peripherischen Systems sich nicht von Standortseinflüssen abhängig erweist, sondern wiederum von unbekannten Verhältnissen.

Weiterhin zeigen diese drei Arten recht erhebliche Unterschiede in der Ausbildung ihrer Leptombelege. *Peucedanum Oreoselinum* und *Thysselinum palustre,* Pflanzen von grundverschiedenen Standorten, verhalten sich in dieser Beziehung annähernd gleich. In beiden bestehen die Leptombelege nur aus ganz schwachem Kollenchym, oder es unterbleibt ihre Ausbildung vollständig. *Peucedanum alsaticum* jedoch zeigt überall starke aus verholzten Sklerenchymfasern bestehende Leptombelege.

Die übrigen Stereome, also der Sklerenchymring und Hadrombeleg, finden bei allen drei Arten starke Entwicklung, ganz besonders bei *Peucedanum Oreoselinum.* Auf die Eigentümlichkeit in dieser Beziehung bei *Peucedanum alsaticum* wurde bereits oben hingewiesen.

Auch aus diesen Vergleichen dürfte hervorgehen, daß die Qualität des peripherischen Systems von Standortseinflüssen unabhängig ist. Auch die Plastizität der Mestomscheiden können wir in keiner Weise mit Standortsverhältnissen in ein Gesetz bringen, da die einzelnen Arten in der Ausbildung derselben anscheinend ganz willkürlich verfahren, wobei keine geregelte Abhängigkeit vom Standort zutage tritt.

3. *Sium latifolium* und *Sium Sisarum.*

Erstere eine Sumpfpflanze von ähnlichem Standort wie *Oenanthe Phellandrium,* letztere eine angebaute Kulturpflanze, zeigen folgende Verschiedenheiten. Bei *Sium latifolium* ist die räumliche

Ausdehnung des peripherischen Kollenchyms besonders in der unteren Hälfte des Stengels ganz bedeutend hinter derjenigen von *Sium Sisarum* zurückgeblieben. *Sium Sisarum* zeigt in Gestalt und Wandverdickung seiner peripherischen Kollenchymstränge die größte Ähnlichkeit etwa mit einem *Seseli*. Die Leptombelege sind bei beiden Arten gleich gering ausgebildet. Ganz besonders aber erweist sich der Sklerenchymzylinder in hohem Maße vom Standort abhängig. Derselbe ist bei *Sium latifolium* auf nur eine bis zwei hintereinander liegender Sklerenchymreihen reduziert, während er bei *Sium Sisarum* die einer typischen Landpflanze entsprechende Stärke erreicht.

C. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Aus den vorstehenden Beobachtungen lassen sich folgende allgemeine Schlüsse ziehen, die als Richtlinien bei systematischen Fragen angesehen werden dürften. Die Gestalt der Stereome in der primären Rinde kann innerhalb derselben Art außerordentlichen Schwankungen unterliegen (*Heracleum Sphondylium* und viele andere). Die Lichtverhältnisse des Standortes sind hierbei besonders formbildend. Auch innerhalb derselben Gattung zeigt das Querschnittsbild der peripheren Stereome oft recht starke Schwankungen. Der stete Kampf, den das subepidermale mechanische Gewebe mit dem assimilatorischen um die möglichst weite Außenlagerung führt, läßt die Querschnittsgestalt schon innerhalb der Spezies in weiten Grenzen sich bewegen. Systematischer Wert kommt daher den Gestaltsverhältnissen der peripherischen Systeme nicht zu. Höchstens könnten sie als Artmerkmale dienen. Wenn ich indessen, wie in der Einleitung hervorgehoben, mit van Noenen die unterscheidenden Merkmale der drei Unterfamilien nun gerade in den Gestaltsverhältnissen des peripherischen Systems erblicken möchte, so tue ich es nur in der Erwartung, daß sich diese Verhältnisse, wie oben schon angedeutet, sehr wahrscheinlich auf wichtige entwicklungsgeschichtliche Tatsachen zurückführen lassen werden. Andere systematische Gesichtspunkte gibt das peripherische System ab, wenn wir die Qualität seiner Elemente in Betracht ziehen. Wir konnten nachweisen, daß der Verholzungsgrad des peripherischen Systems bei *Daucus Carota* und *Angelica silvestris*, bei denen sie sich noch in weiten Grenzen bewegt, also sehr plastisch ist, von der Natur des Standortes absolut unabhängig ist. Die Befunde bei den untersuchten Arten der Gattungen *Oenanthe* und *Peucedanum* ergaben dasselbe. Welche äußeren Faktoren für den Verholzungsgrad unter Umständen in Betracht kommen, dafür haben uns die Verhältnisse bei dorsoventralen Organen Anhaltspunkte gegeben. Wir sehen aber andererseits, daß niemals *Bupleurum falcatum, Pimpinella Saxifraga, Silaus pratensis* oder *Seseli annuum* durch irgend welche Ursachen dazu kommen, ihre peripherischen kollenchymatischen Stereome zu sklerotisieren und zu verholzen.

Nur innerhalb hierzu besonders veranlagter Gruppen tritt diese Erscheinung auf. Diese Gruppen sind natürliche Verwandtschaftsgruppen, bei unseren Beobachtungen handelt es sich vorerst nur um die beiden Gattungen *Peucedanum* und *Oenanthe.* Wir können also nicht fehlgehen, wenn wir nicht die Erscheinung der Verholzung an und für sich als systematisch wertvoll ansehen — denn ihr Grad ist ja von äußeren zum Teil unbekannten Umständen erheblich abhängig, sie kann bisweilen rudimentär werden oder ganz verschwinden — sondern die Fähigkeit oder innere Veranlagung der betreffenden Gruppe, ihr peripherisches System zu verholzen. Diese Ansicht bedarf noch der empirischen Bestätigung, und wird erst dann als sicher angesehen werden können, wenn etwa die Gattung *Peucedanum* oder *Oenanthe* vollständig nach dieser Richtung untersucht ist. Soweit ich meine Untersuchungen ausgedehnt habe, konnte ich bei allen zu Gebote stehenden Arten der beiden Gattungen mindestens in irgend einem Organ das peripherische System von verholzten Elementen durchsetzt finden, bei der Gattung *Seseli* dagegen auch niemals in irgend einem Organ verholzte Zellen im peripherischen System antreffen.

Der Leptombelag erwies sich in seiner Stärke und Qualität bei *Heracleum Sphondylium* und besonders *Pimpinella Saxifraga* vom Standort abhängig, und zwar bei letzterer in der Weise, daß er bei Pflanzen von feuchtem Standort am Grunde des Stengels und im Blattstiel stark zurücktreten konnte. Trotzdem dürfen wir seine starke Entwicklung bei anderen Arten nie als Anpassungserscheinung an Trockenheit des Standortes ansehen; denn bei *Silaus pratensis, Seseli annuum* und den untersuchten Arten von *Oenanthe* zeigt seine Qualität und Stärke eine beachtenswerte Konstanz. Daß auch hier das Gleiche gilt wie bei dem peripherischen System, d. h. daß die Veranlagung größerer Umbelliferen-Gruppen, verholzte beziehungsweise unverholzte Leptombelege auszubilden oder überhaupt ohne solche auszukommen, als leitender systematischer Gesichtspunkt aufgenommen werden darf, ist zu vermuten, und hat zum Teil in den Ergebnissen G. d. Lamarlières und van Noenens die empirische Bestätigung erfahren.

Deutlich zeigte sich der innere Sklerenchymzylinder und seine Verstärkung durch Kambiumtätigkeit bei *Bupleurum falcatum, Pimpinella Saxifraga* (Hadrombeleg) und innerhalb der Gattung *Oenanthe* von der Natur des Standortes abhängig. Jedoch kommt bei diesem Stereomsystem nur quantitative Veränderungsfähigkeit in Betracht. Ich glaube, eine systematische Verwertung der vom Sklerenchym- und Libriformzylinder gebotenen Merkmale erfolgt am besten an der Hand der von Solereder[1]) gegebenen Gesichtspunkte, auf die hier einzugehen, nicht meine Aufgabe ist.

---

[1]) Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei Dikotyledonen. p. 143.

VI. Entwicklungsgeschichtliches.

Die Untersuchungen Haberlandts und Ambronns über die Entwicklungsgeschichte der mechanischen Gewebe haben in erster Linie den Zweck, uns Aufschluß zu gewähren über den Entwicklungsgang der einzelnen Zelle und der Gewebestränge. Von Wichtigkeit war dabei die Frage, woraus die einzelnen Stereome ihren Ursprung nehmen, ob sie aus selbständigen Prokambiumsträngen sich herleiten, oder ob ihre Prokambiumstränge, wenn sie wirklich selbständig scheinen, dennoch als Abzweigungen der Mestomprokambien zu betrachten sind. Meines Erachtens lassen sich gerade aus diesen Verhältnissen wichtige Gesichtspunkte für die natürliche anatomische Systematik gewinnen, worauf ich an anderer Stelle einzugehen gedenke.

Hier möchte ich genauer die Frage behandeln, in welcher Lebensperiode der Pflanze das mechanische Gewebe derselben fertiggestellt ist. Praktisch dürfte diese Frage von einiger Bedeutung sein, denn das Erkennen einer Pflanze auf anatomisch-mikroskopischem Wege erfordert eine genaue Berücksichtigung des Alters des betreffenden Pflanzenteils. Man muß unbedingt ein gewisses Stadium als „fertiges“ ansehen, bei dem die Ausbildung der Gewebe das für die betreffende Art charakteristische Aussehen hat.

Meine Untersuchungen habe ich nur auf wenige Arten ausgedehnt, ursprünglich nur in der Absicht, mich selbst in dieser Sache zu orientieren. Ich setze die Beobachtungen indessen doch hierher, da sie in einigen Punkten Bertholds entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ergänzen dürften.

Es ist klar, daß die Blattorgane hierin sich unter ganz anderen Verhältnissen befinden, als der Stengel. Da die Blätter in keiner Weise unter der Belastung durch die heranwachsenden Früchte beeinflußt werden, ist anzunehmen, daß unter sonst gleichen Bedingungen ihre Strukturentwicklung kurz danach abgeschlossen ist, nachdem sie ihre definitive Größe erreicht haben. Von meinen Beobachtungen an Blättern seien nur die über *Angelica silvestris* mitgeteilt.

A. Stiel eines grundständigen Blattes von *Angelica silvestris*.

Die Anordnung der Gewebe ist bereits erledigt, wenn der Blattstiel noch lange nicht seine definitive Länge erreicht hat. Aber schon gleich, nachdem die Teilungen der Prokambiumstränge abgeschlossen sind, beginnen die Zellen der späteren Kollenchymbündel, ihre Wände in der charakteristischen Weise zu verdicken. Sehr früh werden auch schon die Wandverdickungen der Spiral- und Ringgefäße verholzt. Auf diesem Stadium bleibt die Struktur des Blattstiels, was dessen mechanisches Gewebe anlangt, stehen, bis die endgiltige Länge desselben ungefähr erreicht ist. Erst dann fängt das peripherische System der Kollenchymbündel an, seine Zellen nach und nach zu sklerotisieren, zuerst in den Bündeln der Unterseite, dann auch in Bündeln der Flanke, wodurch dann ein Zustand erreicht wird, dessen biologische Bedeutung bereits im vierten Abschnitt besprochen ist.

Mit *Angelica silvestris* analoge Verhältnisse finden sich auch bei *Heracleum sphondylium* und *Anthriscus silvestris*, nur daß hier die Verholzung des peripherischen Kollenchyms unterbleibt.

B. Untersuchungen an der Achse.

Meine Untersuchungen an der Achse habe ich an *Silaus pratensis*, *Foeniculum officinale*, *Heracleum sphondylium*, *Daucus Carota*, *Oenanthe pimpinelloides* und *Peucedanum Cervaria* vorgenommen. Die Beobachtungen habe ich tabellarisch zusammengestellt. Dabei habe ich sechs Hauptstadien der Entwicklung unterschieden und zwar:

I. Beginn der Streckung des Stengels (die Zeit also, zu der die meist in Blattscheiden eingehüllte Dolde sich kaum über den Boden erhebt).

II. Doldenknospe frei, wobei meistens die halbe Höhe erreicht ist.

III. Hauptdolde kurz vor dem Aufblühen. Der Stengel hat ungefähr seine endgiltige Länge erreicht, nur das oberste die Dolde tragende Internodium streckt sich noch etwas.

IV. Dolde in voller Blüte (in den meisten Fällen ist kurz nach dem Verblühen das Wachstum der Hauptachse völlig abgeschlossen).

V. Früchte der Hauptdolde halbreif.

VI. Früchte der Hauptdolde reif.

In meinen Übersichten habe ich diese Entwicklungsstufen einfach durch die römischen Ziffern wiedergegeben. Alle Präparate, die ich mir für diese Untersuchungen herstellte, habe ich sofort mit schwefelsaurem Anilin behandelt, wobei sich der Grad der Verholzung, den zu studieren mir gerade von größter Wichtigkeit war, sehr gut an den verschiedenen Färbungsintensitäten beobachten ließ. Die verschiedenen Nuancen von Gelb bewegen sich vom hellsten Zitronengelb bis fast Braungelb. Die für die einzelnen Stadien beobachteten Nuancen sind in den Übersichten bezeichnet. Ich glaube, in Anbetracht dessen, daß reine Zellulose, wie z. B. Kollenchym, von schwefelsaurem Anilin vollständig ungefärbt bleibt, stark verholzte Gewebe dagegen, wie Fichten- oder Buchenholz, mit Anilinsulfat behandelt dunkelgelb werden, aus der stärkeren Gelbfärbung der Zellwände auch auf deren stärkere Verholzung schließen zu dürfen. In den meisten Fällen war es mir möglich, die verschiedenen Stadien unmittelbar nebeneinander an demselben Standort zu sammeln. Ich konnte so gut mit derselben Anilinsulfatlösung arbeiten und vorteilhafterweise die einzelnen Stadien nebeneinander vergleichen. Nur bei *Foeniculum officinale* und *Oenanthe pimpinelloides* ging dies nicht gut. Die Untersuchungen an diesen Pflanzen zogen sich mehrere Wochen hin, doch war ich durch möglichst gleichmäßige Herstellung der zu verwendenden Lösungen für Schaffung gleicher Untersuchungsbedingungen besorgt.

1. *Silaus pratensis.*

Entwicklungsgang des peripherischen Systems.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	deutliche Kollenchymverdickung	sehr schwache (beginnende) Verdickung	Bündel in seiner endgiltigen Gestalt, aber noch keine Wandverdickung
II	typisches Kollenchym	typisches Kollenchym	schwache, aber deutliche Kollenchymverdickung
III—VI	In dieser und den folgenden Altersstufen ohne wesentliche Veränderung		

Entwicklungsgang des Leptombelegs.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte
I	Die Zellen beginnen sich eben zu verdicken, Gelbfärbung kaum zu erkennen	Bündel als solche zu erkennen, aber ohne Verdickung oder Verholzung	ganzes Gefäßbündel noch in kambialem Zustand
II	Die Zellen sind stark verdickt und verholzt (lebhafte Gelbfärbung)	beginnende Kollenchymverdickung; noch keine Gelbfärbung	keine erkennbare Verdickung
III	starke Verdickung und Gelbfärbung	lebhafte Gelbfärbung der verdickten Zellen	schwache sklerenchymatische Verdickung mit leichter Gelbfärbung
IV	starke Gelbfärbung, etwas dunkler als die des Sklerenchymringes		deutliche Gelbfärbung
V	starke Gelbfärbung		Färbung etwas weniger stark als in den unteren Internodien
VI	Färbung fast dunkelgelb	starke Gelbfärbung	

Silaus pratensis.

Das Kollenchym des peripherischen Systems wird sehr bald nach dem Abschluß der kambialen Teilungen angelegt und behält dann im großen ganzen vom dritten Stadium an dasselbe Aussehen. Zu Beginn der Streckung ist in den Bündeln unterer Internodien bereits eine deutliche Kollenchymverdickung zu sehen, während gleichzeitig im obersten Internodium die Kollenchymbündel in ihrer endgiltigen Querschnittsgestalt vorhanden sind, aber noch keine Wandverdickungen aufweisen. Diese beginnen im obersten Internodium erst, wenn der Stengel sich im Strecken befindet.

Silaus pratensis.

Entwicklungsgang des Sklerenchym- und Libriformzylinders.

Altersstufen	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Skl.: Beginnende Verdickung, sehr schwache Gelbfärbung Lbf.: Kambium wird eben angelegt	Skl.: Prokambiale Teilungen abgeschlossen, keine Verdickung Lbf.: Noch nichts zu erkennen	Skl.: Lbf.: Noch in sehr unentwickeltem kambialem Zustand
II	Skl.: Sämtliche Zellen lebhafte Gelbfärbung Lbf.: Teilungen des Kambiums im Gang	Skl.: Beginnende Verdickung Lbf.: An einzelnen Stellen Anlage eines Kambiums	Skl.: Lbf.: Kambiale Teilungen abgeschlossen, aber nirgends Verdickung oder Verholzung
III	Skl.: Deutliche Gelbfärbung Lbf.: Ein Teil nimmt schon Färbung an	Skl.: Zellen stark verdickt und überall Gelbfärbung Lbf.: Teilungen im Gang, hier und da auch schon Gelbfärbung	Skl.: schwache sklerenchymatische Verdikkung, die sich schon etwas färben läßt
IV	überall deutliche Gelbfärbung		
V	Gelbfärbung überall lebhaft, aber nicht dunkelgelb		
VI	Färbung noch ein wenig dunkler geworden		

Der Leptombeleg ist zu Beginn der Streckung bis zu mittleren Internodien hinauf angelegt, zeigt jedoch in dieser Höhe noch keine Verdickung der Zellwände. Diese ist um diese Zeit in unteren Internodien schon begonnen, doch läßt sich eine Gelbfärbung kaum wahrnehmen. Über die mittleren Internodien hinaus ist in dem ersten Stadium das ganze Gefäßbündel noch in kambialem Zustande. Im nächsten Stadium sehen wir am Grunde des Stengels schon stark verdickte Zellen im Leptombeleg, die bereits lebhafte Gelbfärbung zeigen. Von da ab nimmt die Verholzung in unteren Internodien stets zu, so daß sie im letzten Stadium eine fast dunkelgelbe Färbung annehmen. Die Verholzung setzt bei mittleren Internodien zwischen dem zweiten und dritten Stadium, beim obersten Internodium (in der Mitte geschnitten) kurz vor dem Aufblühen der Dolde ein. Spätestens also während der Blüte der Hauptdolde ist in der ganzen Hauptachse der Leptombeleg verholzt, hat also da sein charakteristisches Aussehen erreicht. Die Veränderungen, die nach der Blüte im Leptombeleg noch vor sich gehen, bestehen darin, daß die Verholzung noch etwas stärker wird, was sich durch stärkere Gelbfärbung zu erkennen gibt.

Am Sklerenchym- und Libriformzylinder ist wahrzunehmen, daß bereits im ersten Stadium an unteren Internodien die Zellen des Sklerenchyms beginnende Wandverdickung aufweisen und schon schwache Gelbfärbung zeigen. Auch das sekundäre Kambium, das den Libriformzylinder bildet, ist hier bereits angelegt und tritt auch sehr bald in Tätigkeit. Die Verholzung des Sklerenchyms beginnt in mittleren Internodien erst auf dem zweiten, im obersten Internodium erst auf dem vierten Stadium. Das vom sekundären Kambium erzeugte Festigungsgewebe zeigt auf dem dritten Stadium schon einen Teil verholzt. Erst auf dem vierten Stadium bekundet eine lebhafte, aber nicht starke Gelbfärbung in allen Internodien die Verholzung sowohl des Sklerenchyms wie Libriforms. Bis zum Stadium der Fruchtreife hat die Gelbfärbung in allen Internodien noch etwas zugenommen, ohne indessen als dunkelgelb gelten zu können.

2. *Foeniculum officinale.*

Bei dieser Spezies habe ich nur Beobachtungen an dem inneren mechanischen Gewebe aufgezeichnet. In unteren Internodien ist auf dem ersten Stadium der Sklerenchymzylinder schon soweit entwickelt, daß er seine Zellen zu verholzen beginnt. Im nächsten Stadium ist der Sklerenchymzylinder am Grunde fertiggestellt und erfährt von da ab keine Veränderung mehr; auch keine Zunahme der Gelbfärbung ist mehr zu beobachten. In mittleren Internodien tritt dies auf dem zweiten Stadium, im obersten (in der Mitte geschnitten) erst auf dem vierten Stadium ein. Die Tätigkeit des Kambiums beginnt in unteren Internodien schon auf dem ersten Stadium, wobei die neugebildeten Elemente sofort verdickt und verholzt werden. Die Anilinfärbung ist jedoch überall nur eine hellgelbe. In mittleren Internodien beginnt die Kambiumtätigkeit auf dem zweiten, im obersten Internodium erst auf dem vierten Stadium. In allen Internodien hält die quantitative Vermehrung des Libriforms bis zur Fruchtreife an und kann, wenn Seitenäste sich stark entwickeln, eine bedeutende Verstärkung erfahren. Eine Zunahme der Verholzung tritt in den Elementen nicht ein, denn in allen Stadien zeigen die Sklerenchym- und Libriformzellen bei Behandlung mit Anilinsulfat die gleiche Nuance von hellgelb.

Foeniculum officinale.

Entwicklungsgang des Sklerenchym- und Libriformzylinders.

<table>
<tr><th></th><th>Unteres Internodium</th><th>Mittleres Internodium</th><th>Oberstes Internodium (in der Mitte)</th></tr>
<tr><td>I</td><td>Skl.: beginnende Gelbfärbung
Lbf.: Anlage des sekundären Kambiums</td><td>Skl.: Kambiale Teilungen abgeschlossen
Lbf.: —</td><td>In kambialem Zustand</td></tr>
<tr><td>II</td><td>Skl.: total sklerotisiert, leichte Gelbfärbung
Lbf.: Teilungen in vollem Gange, die gebildeten Elemente zeigen Gelbfärbung</td><td>Skl.: schwache Gelbfärbung, ebenso Hadrombeleg
Lbf.: Anlage des Kambiums</td><td>Kambiale Teilungen abgeschlossen (das peripherische Kollenchym beginnt seine Verdickungen anzulegen)</td></tr>
<tr><td>III</td><td>Skl.: wie in voriger Stufe
Lbf.: schon ein großer Teil gebildet — sklerotisiert und verholzt</td><td>Skl.: wie in vorig. Stufe (Gelbfärbung nicht stark)
Lbf.: Teilungen im Gange, noch keine Gelbfärbung</td><td>Beginnende Verdikkung sehr schwache Gelbfärbung, kein Lb.-form-Kambium (peripher. System stark verdickt)</td></tr>
<tr><td>IV</td><td>Anlage eines kolossalen Holzkörpers, dessen Zellwandungen nur hellgelbe Färbungen zeigen</td><td>Skl.: unverändert
Lkf.: hier und da schon Gelbfärbung des sekundären Holzes</td><td>Skl.: Fertig sklerotisiert, Färbung hellgelb
Lbf.: Anlage eines schwachen Fascicular-Kambiums</td></tr>
<tr><td rowspan="2">V</td><td>Andauernde Verstärkung durch Kambiumzuwachs</td><td>Skl.: unverändert
Lbf.: die gebildeten Zellen gelb, andauernd neuer Zuwachs</td><td>Die durch das Fasc.-Kamb. erzeugten Zellen verholzen schwach (hellgelb)</td></tr>
<tr><td colspan="3">Färbung der verholzten Zellen durchweg hellgelb</td></tr>
<tr><td>VI</td><td colspan="2">Mit zunehmender Entwicklung der Seitenäste Zunahme des Holzes; indessen keine stärkere Gelbfärbung</td><td>Zuletzt erzeugte Zellen des sekundären Zuwachses durchgehend hellgelb</td></tr>
</table>

3. *Heracleum Sphondylium.*

Bei dieser Spezies habe ich die Entwicklung der Stereome nur im obersten Internodium von der Zeit kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde bis zur Fruchtreife verfolgt. An vier verschiedenen Stellen habe ich mir Präparate herausgeschnitten und zwar am Grunde des Internodiums in einem Drittel und zwei Drittel der Höhe, sowie kurz unter der Dolde.

Das peripherische System, das in der Form der oben bereits beschriebenen Kollenchymbänder sich findet, zeigt keine wahrnehmbaren Veränderungen mehr. Das ganze Internodium ist, wie bei den meisten Umbelliferen, noch in der Streckung begriffen, während alle übrigen Internodien ihr Wachstum längst abgeschlossen haben. Dementsprechend ist bis zu einer gewissen Zeit das Kollenchym des peripherischen Systems das einzige mechanische Gewebe. Auch nach der Beendigung der Streckung des ganzen Internodiums, was etwa kurz nach dem Aufblühen der Hauptdolde erfolgt, tritt keine Veränderung des Kollenchyms ein. Ich unterlasse es daher auch, eine tabellarische Übersicht darüber zu geben. Auch die Beobachtungen über den Leptombeleg will ich nicht in einer Tabelle bringen. Wir sehen bei diesem Gewebe kurz vor dem Aufblühen überall schwache Kollenchymverdickungen. An einzelnen Zellwänden ist eine sekundäre Verdickungsschicht erkennbar als äußerst dünnes Häutchen. Ist die Dolde in voller Blüte, läßt sich noch an keiner Stelle des Internodiums eine Veränderung gegen das vorige Stadium beobachten. Es ist da noch keine Spur von Verholzung der sekundären Wandverdickung zu sehen. Erst wenn die Früchte halbreif sind, tritt bis zu zwei Drittel der Höhe bei einzelnen Zellen schwache Gelbfärbung ein, hier und da auch schon kurz unter der Dolde. Bei der beendeten Frühreife endlich ist die Verholzung einzelner Zellen des Leptombelegs noch etwas weitergeschritten, was sich an der stärkeren Gelbfärbung kundgibt.

Heracleum Sphondylium.
Entwicklungsgang des Sklerenchymringes im obersten Internodium.

	Am Grunde	In ein Drittel der Länge	In zwei Drittel der Länge	Kurz unter der Dolde
Kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde	Nur schwache Verdickung und geringe Gelbfärbung	Beginnend. sklerenchymatische Verdickung und Spuren von Gelbfärbung	Deutliche kollenchymatische Verdickung ohne Gelbfärbung	Ohne Verdikkung und Färbung
Hauptdolde in voller Blüte	Starke Verdickg. und lebhafte Gelbfärbung	Mittelmäßige Verdickung mit deutlicher Gelbfärbung		Sehr starke Verdickung Spur von hellgelb
Früchte halbreif	Färbung fast dunkelgelb			Lebhaft. Gelbfärbung
Früchte reif	Überall Färbung fast dunkelgelb			

Hieran anschließend teile ich einen besonderen Fall mit, den ich an einem Exemplar beobachtete und der deutlich erkennen ließ, daß die Ausstattung des Leptombelegs mit verholzten Elementen von der Entwicklung der Früchte abhängig ist, wohl von ihr korrelativ angeregt wird. Bei der Untersuchung der obersten Indernodien einer Pflanze, deren Hauptdolde an allen Döldchenstrahlen nur ganz kleine verkümmerte Früchte gezeitigt hatte, aber deren eine in der Achsel des obersten Blattes stehende Nebendolde außerordentlich kräftige Früchte trug, ergab sich folgendes: Das oberste Internodium der Hauptachse, also dasjenige unmittelbar unter der Hauptdolde mit den fast gar nicht entwickelten Früchten, zeigte einen nur mangelhaften kollenchymatischen Leptombeleg, dessen Zellen nur äußerst schwache Wandverdickungen aufwiesen. In der Mitte der Sichel war die Zahl der Schichten dieser kollenchymatischen Zellen fünf bis sechs. Nirgends war eine Verholzung dieser Zellen zu beobachten. In dem einzigen Internodium der Seitenachse mit den fast reifen aber noch völlig safterfüllten Früchten war folgendes zu sehen: Die kollenchymatischen Zellen des Leptombelegs waren durch-

Oenanthe pimpinelloides.

Entwicklungsgang des peripherischen Stereomsystems.

	Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I	Kollenchymverdickungen fertig	Beginn der Verdickung, zum Teil schon abgeschlossen	Kambial. Zustand (Teilungen noch i. Gange)
II	Anlagerung eines optisch verschiedenen Ringes. Beginnende Gelbfärbung im Innern des Bündels	Typisches Kollenchym mit sehr dünnem innerem Häutchen	Typisches Kollenchym ohne weitere Differenzierung
III	Lebhafte Gelbfärbung bis zur Hälfte des Bündels	Die sklerotisierten Zellen stärker verdickt und schwache Gelbfärbg.	Hier und da sekundäre Verdickungsschicht z. erkennen. Noch keinerlei Gelbfärbung
IV	Die sekundär angelagerte Schicht fast im ganzen Bündel gelb gefärbt	Die Bündel zeigen durchweg eine lebhafte Gelbfärbung ihrer sklerotisierten Zellen	Typisches Kollenchym mit dünnem innerem Häutchen, das am Grunde des Internodiums schon Gelbfärbung zeigt
V	Außerordentlich stark sklerotisiert; sehr starke Gelbfärbung	Sklerotisierung bis auf 1—2 subepidermale Zellschichten abgeschlossen	Wie in mittl. Internodien
VI	Färbung fast dunkelgelb		

schnittlich in etwas größerer Anzahl vorhanden, unterschieden sich aber in der Verdickung ihrer Wände nicht merklich von denjenigen der Hauptachse. Dagegen war eine größere Anzahl Kollenchymzellen des Leptombelegs verholzt, hauptsächlich in den Bündeln zwischen den Hauptkanten. Es ist in diesem einen Falle leicht einzusehen, daß die Früchte der Nebenachse, die mit ihrer Schwere ein nicht zu unterschätzendes mechanisches Moment darstellen, während ihrer Entwicklung eine stets zunehmende mechanische Inanspruchnahme des tragenden Internodiums bewirkt haben mußten. Aber auch durch die größere Oberfläche bot die fruchttragende Dolde dem Winde eine viel größere Angriffsfläche, der durch die unbelastete Dolde auch leichter hindurchstreichen konnte. Der Fall

Daucus Carota (Kultivierte Form).
Entwicklungsgang von Sklerenchym- und Libriformzylinder.

		Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I		Skl.: Teilungen beendigt, noch keine Färbung Lbf.: Anlage des sekundären Kambiums	Skl.: In meristematischen Zustand Lbf.: Keinerlei Anlage	In kambialem Zustand
II	$^1/_3$ der devinitiven Höhe	Skl.: Noch keine Färbung Lbf.: Teilungen in vollem Gange	Skl.: Teilungen abgeschlossen; keine Färbung Lbf.: Anlage eines Kambiums	In kambialem Zustand
	$^1/_2$ der devinitiven Höhe	Skl.: Schwache Verdickung und Gelbfärbung Lbf.: Die älteren Zellen wie Sklerenchym	Skl.: Schwache Verdickung bei ganz geringer Gelbfärbung Lbf.: Teilungen des Kambiums	Skl.: Teilungen beendigt, keine Verdikkung
III		Wie in voriger Stufe. Nur deutlichere Ligninreaktion — starke Gelbfärbung	Skl.: Starke Verdikkung und Gelbfärbung Lbf.: Zum großen Teil verdickt; färbt sich auch schon	Skl.: Schwach gelb gefärbt. Lbf.: Hier und da Kambialteilungen
IV		Skl.: } dunkelgelb Lbf.: }	Skl.: } starke Gelbfärbung Lbf.: }	Skl.: } durchgehende Gelbfärbung Lbf.: }
V		Die Färbung geht überall allmählich in dunkelgelb über		
VI				

ist um so interessanter, als vom zweitobersten Internodium bis fast zum Grunde sich ebenfalls verholzte Elemente in den Leptombelegen fanden.

Die Entwicklung des Sklerenchymringes bei *Heracleum Sphondylium* überhaupt verläuft im obersten Internodium so, daß die Verholzung von unten nach oben fortschreitet. Kurz vor dem Aufblühen der Hauptdolde ist die Verholzung des Sklerenchymringes bis zu etwa einem Drittel der Länge vorgeschritten, und erst während der Blüte erstreckt sie sich über das ganze Internodium. Danach tritt während der Fruchtreife eine stärkere Verholzung der einzelnen Elemente ein, erkennbar an der zunehmenden Gelbfärbung der Wände.

Daucus Carota (kultivierte Form).
Entwicklungsgang des peripherischen Stereomsystems.

<table>
<tr><th colspan="2"></th><th>Unteres Internodium</th><th>Mittleres Internodium</th><th>Oberstes Internodinm (in der Mitte)</th></tr>
<tr><td colspan="2">I</td><td>Kollenchym mit typischer Kantenverdickung</td><td>Schwache kollenchymatische Kantenverdickung</td><td>Teilungen abgeschlossen</td></tr>
<tr><td rowspan="2">II</td><td>$^1/_3$ der Höhe</td><td>Keine optisch verschiedene Auflagerung in den Koll.-Zellen</td><td>Kollenchymatische Kantenverdickung ohne Anzeich. ein. Sklerotisierung</td><td>Schwache kollenchymatische Kantenverdickung</td></tr>
<tr><td>$^1/_2$ der endgiltigen Höhe</td><td>Ganz schwache sekundäre Auflagerung, keine Färbung</td><td>Wie in unteren Internodien</td><td>Kollenchymverdikkung fertig; dünnes Häutchen im Innern einzelner Zellen</td></tr>
<tr><td colspan="2">III</td><td>In einzelnen Zellen des inneren Teils deutliche optisch verschied. Schicht, keine Gelbfärbung</td><td>Deutl. innere Schicht in den Zellen des innern Teils des Bündels; keine Färbung</td><td>Kollenchymverdikkung fertig; keine Veränderung gegen vorige Stufe</td></tr>
<tr><td colspan="2">IV</td><td>Schwache Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen</td><td>Äußerst geringe Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen</td><td>Schwache aber deutliche Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen</td></tr>
<tr><td colspan="2">V</td><td>Äußerst starke Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen, fast dunkelgelb</td><td>Starke Gelbfärbung</td><td>Wie in mittleren und unteren Internodien</td></tr>
<tr><td colspan="2">VI</td><td colspan="3">Die Färbung der sklerotisierten Zellen ist fast dunkelgelb</td></tr>
</table>

4. *Oenanthe pimpinelloides.*

Hierbei habe ich mir nur über die Entwicklung des peripherischen Systems Notizen gemacht. Auf dem ersten Stadium sehen wir in unteren Internodien die Kollenchymverdickungen fertiggestellt, während zu dieser Zeit in höheren Teilen des Stengels diese noch nicht fertig sind. Im zweiten Stadium folgt in unteren Internodien die Anlagerung eines optisch verschiedenen Ringes an die Zellwand, auch beginnt vom inneren Teil des Bündels her die Verholzung. Kurz vor dem Aufblühen ist die Verholzung bis in die Mitte des Stengels vorgeschritten, und erst wenn die Dolde bereits in Blüte ist, zeigt das oberste Internodium (in seiner Mitte) noch typisches Kollenchym mit nur dünnem inneren Häutchen, das nur am Grunde des Internodiums durch schwache Gelbfärbung Verholzung anzeigt. Die Struktur ist in ihrem charakteristischen Aussehen im obersten Internodium erst dann vollendet, wenn die Hauptdolde halbreife Früchte trägt. Von diesem Stadium ab bis zur völligen Fruchtreife der Hauptdolde nimmt die Färbung noch bis Dunkelgelb zu.

Daucus Carota (Kultivierte Form).
Entwicklungsgang des Leptomsbelegs.

		Unteres Internodium	Mittleres Internodium	Oberstes Internodium (in der Mitte)
I		Hier und da schon kollenchymatisch. Kantenverdickg.	In kambialem Zustand	Gefäßbündel eben aus dem prokambialem Zustand sich entwickelnd
II	$^1/_3$ der endgiltigen Länge	Wie auf voriger Stufe	Teilungen abgeschlossen, beginnende Kollenchymverdickung	Gefäßbündel fertig, aber ohne Verdickung der Zellen
	$^1/_2$ der endgiltigen Höhe	Auflagerung eines optisch verschiedenen Häutchens	Schwache kollenchymat. Wandverdickung	Wie in mittleren Internodien
III		Wie auf voriger Stufe		
IV		Schwache Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen	Ganz geringe Färbung der sklerotisierten Zellen	Schwache, aber deutliche Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen
V		Gelbfärbung stärker geworden	Starke Gelbfärbung der sklerosierten Zellen	
VI		Farbe der sklerotisierten Zellen dunkelgelb		

5. *Daucus Carota* (Kulturform).

Ich untersuchte durchweg nur starke Exemplare und hatte Gelegenheit, die einzelnen Stadien auf ein und demselben Felde nebeneinander zu erhalten, was eine genaue Vergleichung zuließ. Von jedem Stadium wurden drei Exemplare untersucht. Im zweiten Stadium, in dem die Entwicklung am schnellsten verläuft, habe ich doppelte Beobachtungen angestellt, einmal, wenn der Stengel ungefähr ein Drittel, und dann, wenn er die Hälfte seiner Höhe erreicht hatte. Die Verholzung des peripherischen Kollenchyms geschieht in unteren Internodien erst während des Aufblühens, nachdem im Stadium der Streckung bis zum obersten Internodium einzelne Zellen eine sekundäre Verdickungsmembran erhalten hatten. Während der Blüte dringt die Verholzung bis zum obersten Internodium. Bis zur halben Fruchtreife wird die Gelbfärbung in allen Internodien stärker und erreicht bis zur Fruchtreife selbst dunkelgelb. Berthold[1]) beobachtete bei *Chaerophyllum aureum*, dessen Strukturentwicklung er verfolgte, bei dem Exemplar 13, dessen Terminaldolde eben verblüht war, daß in unteren Internodien (2 und 3) „einzelne Kollenchymzellen zu Bastfasern geworden waren". Wenn es sich um dieselbe Erscheinung handelt — und nach meinen Beobachtungen an *Chaerophyllum* ist dies der Fall, vergl. p. 266—, so tritt sie bei dieser Spezies etwas später im Stengel ein als bei *Daucus Carota*. Der Leptombeleg hat bis zur Blüte der Hauptdolde kollenchymatische Natur seiner Zellen erreicht. Nur in unteren Internodien ist im Stadium der Streckung schon die Anlage eines optisch verschiedenen Häutchens erfolgt. Gerade wenn dann die Hauptdolde in Blüte ist, greift die Sklerotisierung und Verholzung sehr rasch über den ganzen Stengel. Die Färbung wird bis zur Fruchtreife dunkelgelb. Die Entwicklung des Sklerenchym- und Libriformzylinders bietet gegen die von *Silaus* nichts neues, sondern stimmt, wie sich aus einer Vergleichung der Übersichten leicht ergibt, bei beiden Arten fast völlig überein.

6. *Peucedanum Cervaria.*

Die Beobachtungen an dieser Spezies sind nur im obersten Internodium kurz vor dem Aufblühen bis zur Fruchtreife angestellt worden, genau so wie die an *Heracleum Sphondylium*. Für die Entwicklung des peripherischen Systems ergab sich da, daß noch vor dem Aufblühen der Hauptdolde die Verholzung des Kollenchyms erst bis zu einem Drittel der Länge vorgeschritten ist. Während der Blüte erfolgt die Verholzung dieses Gewebes in Spuren bis dicht unter die Dolde, von da an nimmt die Intensität der Färbung bis zur Fruchtreife ständig zu, die Zellwände lassen sich zum Teil dunkelgelb färben. Ein Leptombeleg kommt nicht zur Ausbildung. Die Entwicklung des Libriformzylinders zeigt gegen die bei *Heracleum* nur ganz geringfügige Abweichungen, und ist das Tatsächliche aus der Übersicht zu ersehen.

---

[1]) Untersuchungen. T. I. 1898. p. 76 u. T. II, 1. 1904. p. 67.

Peucedanum Cervaria.
Entwicklungsgang des peripherischen Stereoms im obersten Internodium.

	Am Grunde	In $^1/_3$ der Länge	In $^2/_3$ der Länge	Kurz unter der Dolde
Einige Tage vor d. Öffnen der Blüten	Die sklerotisiert. Zellen zeigen lebhafte Gelbfärbung	Die sklerotischen Zellen zeigen schwache Gelbfärbung der inn. Schicht und der Koll.-Verdickg.	Die sekund. Verdickung überall deutlich, jedoch keine Spur von Gelbfärbung	Anlage der sekundären Verdickung als äußerst dünnen Häutchens
Dolde in Blüte	Starke Gelbfärbung der inneren Schicht und der primären Kollenchymverdickung	Lebhafte Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen		Deutliche Anlage der sekundären Verdickung. Einige solche sklerotisierte Zellen im inneren Teil des Bündels zeigen schwache Gelbfärbung
Früchte halbreif	Färbung der sklerotisiert. Zellen fast dunkelgelb	Starke Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen		Schwache Gelbfärbung aller sklerotisierten Zellen
Früchte reif	Sehr starke Gelbfärbung			Lebhafte Gelbfärbung der sklerotisierten Zellen

Zusammenfassung der entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen.

Im peripherischen System sehen wir, daß die Elemente zunächst kollenchymatisch angelegt werden und in dieser Gestalt, solange der Stengel im Wachstum ist, das einzige mechanische Gewebe derselben. Tritt keine Verholzung des Kollenchyms ein, wie bei *Silaus* und *Heracleum,* dann hat spätestens kurz vor dem Aufblühen der Terminaldolde das peripherische System in der Hauptachse sein charakteristisches Aussehen erreicht. Aber auch bei später verholzendem peripherischen System ist bis zu diesem Zeitpunkt der kollenchymatische Zustand überall hergestellt. Es beginnt in unteren Internodien schon während der Streckung die Sklerotisierung der Kollenchymzellen, die nach vollendetem Wachstum verholzen. Der Zeitpunkt des Aufblühens der Hauptdolde und der der Beendigung des Stengelwachstums scheinen nicht gerade zusammenzufallen. Denn bei *Oenanthe pimpinelloides* ist die Verholzung bis in das oberste Internodium hinauf erst dann fertiggestellt, wenn die Früchte halbreif sind, sie hat dagegen bei *Daucus Carota* schon während der Blüte vollendetes charakteristisches Aussehen. Auch im obersten Internodium schreitet die Verholzung spätestens während der Blüte bis zum äußersten Ende vor *(Peucedanum Cervaria)*. Wollen wir also die Struktur eines Umbelliferenstengels in seinem definitiven Aussehen untersuchen, dann werden wir gut tun, dies erst dann vorzunehmen, wenn die Früchte der Hauptdolde sich zu entwickeln beginnen.

Hierzu mahnen uns noch mehr die Befunde am Leptombeleg von *Heracleum*, dessen Zellen offenbar erst dann verholzt werden, wenn infolge der Fruchtentwicklung die mechanische Beanspruchung des Stengels steigt. Es lassen sich zwei Arten von verholzten Leptombelegen unterscheiden. Die erste, vertreten durch *Silaus*, läßt sehr frühe an der charakteristischen Verdickungsweise der Zellen erkennen, daß ein sklerenchymatisches Gewebe sich bildet, das nach beendetem Wachstum unter allen Umständen sofort verholzt. Die andere Art, vertreten in *Heracleum* und *Daucus*, wird zunächst rein kollenchymatisch angelegt und läßt erst in späteren Stadien, frühestens zur Blütezeit der Hauptdolde erkennen, daß einzelne Kollenchymzellen sklerotisieren und verholzen.

Wir ersehen aus den Beobachtungen über die Entwicklung des verholzten peripherischen Systems und des verholzten Leptombelegs, daß deren Fertigstellung unter Umständen und bei einzelnen Arten in verschiedener Weise recht spät eintritt, eine Untersuchung zu anatomisch-systematischen Zwecken nur in dem richtigen hohen Entwicklungsstadium der Pflanze zu sicheren Ergebnissen führen kann. Daß van Noenen und Nestel ebenso wie G. de Lamarlière die Verholzung des peripherischen Systems bei der Gattung *Oenanthe*, wo sie offenbar systematischen Wert hat, nicht beobachtet haben, mag vielleicht daran liegen, daß zur Untersuchung zu junge Pflanzenteile verwendet wurden.

Andererseits aber liegt die Verholzung des peripherischen Systems bei *Oenanthe pimpinelloides* und den anderen entwicklungsgeschichtlich untersuchten Arten und der Leptombelege bei *Heracleum Sphondylium* und *Daucus Carota* doch so früh, daß sie nicht als eine Desorganisationserscheinung der betreffenden Zellen angesehen werden kann.

Bei der Entwicklung der Sklerenchym- und Libriformzylinder ist zwischen *Silaus* und *Foeniculum* darin ein wesentlicher Unterschied zu erblicken, daß erstere Art nach vollendetem Wachstum noch eine stärkere Verholzung der Zellwände eintreten läßt, *Foeniculum* dagegen durch ausgiebigen Kambiumzuwachs sein inneres Skelett quantitativ vermehrt. Immerhin wird man aber den Sklerenchym- und Libriformzylinder in Stengelteilen, die ihr Wachstum abgeschlossen haben, in ihrer charakteristischen Beschaffenheit schon antreffen.

Erklärung der Abbildungen.

(Die rote Färbung kennzeichnet verholzte Zellwände.)

Tafel I.

Fig. 1: *Angelica silvestris.* Querschnitt durch die äußere Schicht eines Kollenchymbündels in einer oberen Leiste des Blattstiels.

Fig. 2: Dasselbe in Längsschnitt.

Fig. 3: *Seseli annuum.* Querschnitt durch die äußere Partie eines Kollenchymbündels im Stengel.

Fig. 4: Dasselbe im Längsschnitt.

Fig. 5: *Cicuta virosa.* Querschnitt durch die äußere Partie eines Kollenchymbündels im Stengel.

Fig. 6: *Angelica silvestris.* Querschnitt durch den äußeren Teil eines Bündels der Unterseite im Blattstiel.

Fig. 7: Dasselbe im Längsschnitt.

Fig. 8: *Ligusticum scoticum.* Querschnitt durch den kollenchymatischen Leptombeleg im Blattstiel.

Fig. 9: *Heracleum Sphondylium.* Querschnitt durch einen Leptombeleg ganz am Grunde des Stengels.

Fig. 10: Dasselbe. Mehrere Zellen stärker vergrößert.

Tafel II.

Fig. 1: *Heracleum Sphondylium.* Querschnitt durch den äußeren Teil der Blattscheide eines grundständigen Blattes. *e.* Epidermis, *hyp.* stark sklerotisiertes und verholztes Hypoderm, *Skl.* der sklerotisierte und verholzte Teil des Kollenchymbündels, *C.* das unverholzt gebliebene Kollenchym, *S.k.* Sekretkanal, *G.P.* Grundparenchym.

Fig. 2: Dasselbe. Ein Stück aus dem verholzten Teil des Kollenchymbündels. *c.* die primäre Kollenchymverdickung, *skl.* die sekundäre verholzte Sklerenchymverdickung.

Fig. 3: *Oenanthe fistulosa.* Querschnitt durch einen Teil des Stengels. *e.* Epidermis, *chl.* Chlorophyllgewebe, *R.* farblose Rinde, *M.* Mark, *T.* Gefäßteil, *Skl.Z.* Sklerenchymzylinder, *Phl.* Leptom, *Phlb.* Leptombeleg, *S.k.* Sekretkanal, *Skl.* das verholzte Kollenchymbündel.

Fig. 4: *Eryngium campestre.* Querschnitt durch ein peripherisches Bündel aus dem mittleren Teil des Blattstiels. *E.* Epidermis, *Skl. C.* sklerotisiertes subepidermales Kollenchym, *Skl.* des letzteren nach innen angelegte Sklerenchymbündel, *p.* Parenchym.

Fig. 5: *Peucedanum officinale.* Oberes Sklerenchymbündel des Blattrandes im Querschnitt.

Fig. 6: *Pimpinella magna.* Querschnitt durch die Rinde des Stengels (mittleres Internodium). *E.* Epidermis, *Chl.* Chlorophyllgewebe, *R.* verholzte Rinde.

Fig. 7: Dasselbe im Längsschnitt.

Tafel III.

Fig. 1: *Bupleurum falcatum.* Querschnitt durch einen Teil des Stengels (mittleres Internodium). *C.* Kollenchymbündel, *Chl.* Chlorphyllgewebe, *R.* farblose Rinde, *Skl.Z.* Sklerenchym- und Libriformzylinder, *M.* Mark.

Fig. 2: Dasselbe. Ein Teil des Libriform- und Sklerenchymzylinders stärker vergrößert. *RP.* Rindenparenchym, *Ca.* Cambium, *Lbf.* Libriform, *Skl.* Sklerenchym, *MP.* Markparenchym.

Fig. 3: Dasselbe im Längsschnitt. *Skl.Z.* Sklerotische Zellen.

Tafel IV.

(Verholztes Gewebe rot.)

Fig. 1: *Palimbia salsa.* Querschnitt durch den Blattstiel (die verholzten Leptombelege rot).

Fig. 2: *Peucedanum Petteri.* Querschnitt durch den Blattstiel, das verholzte Parenchym rot schraffiert und mit schwarzer punktierter Linie umgeben.

Fig. 3: *Angelica silvestris.* Querschnitt durch die Mitte eines horizontalen grundständigen Blattstiels. Die oberen Bündel des peripherischen Systems, die nur gering, manchmal auch gar nicht verholzt sind, rot punktiert, die Bündel der Flanke und Unterseite stärker verholzt und ganz rot gezeichnet.

Fig. 4: *Peucedanum alsaticum.* Querschnitt durch den unteren (horizontalen) Teil eines Seitensprosses. Die Bündel des peripherischen Systems, die schwache Verholzung zeigen (auf der Unterseite), sind rot punktiert. Der auch verholzte Gefäßbündelring ist farblos gelassen.

Fig. 5: *Daucus Carota.* Querschnitt durch den Blattstiel in oberen Regionen. Bezeichnung der Farbe wie vorher.

Tafel V.

Die verholzten Gewebe des peripherischen Systems sind rot gehalten, bei schwacher Verholzung rot punktiert. Das unverholzte Kollenchym ist schwarz punktiert. Das Chlorophyllgewebe schwarz schraffiert. Der Gefäßbündelring ist nur angedeutet.

Fig. 1: *Heracleum Sphondylium.* Querschnitt durch einen horizontalen (peripherischen) Doldenstrahl.

Fig. 2: *Peucedanum Cervaria.* Schnitt wie Fig. 1.

Fig. 3: *Peucedanum longifolium.* Wie Fig. 1.

Fig. 4: *Oenanthe pimpinelloides.* Schnitt wie Fig. 1.

Fig. 5: *Daucus Carota.* Schnitt wie Fig. 1 (der Leptombeleg ist rot gefärbt).

Übersichten über die Verteilung der Stereome.

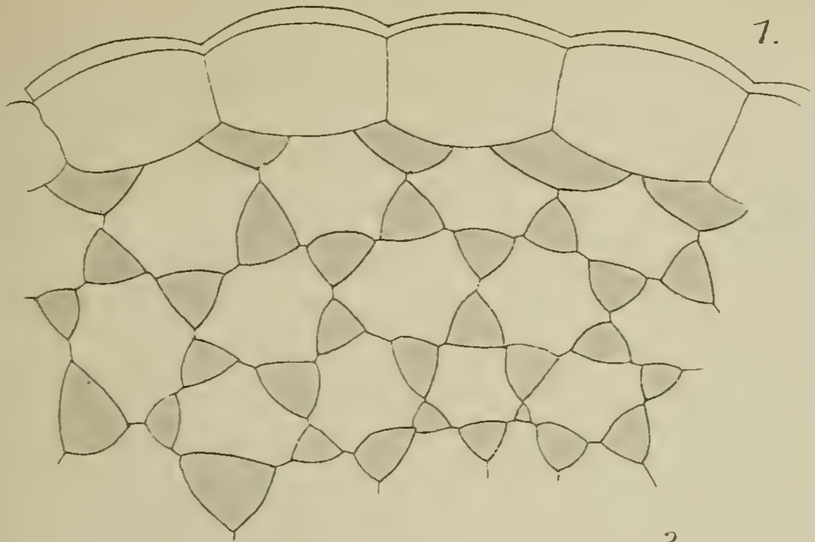
Coll. = unverholztes Kollenchym.
Skl. = sklerosiertes und verholztes Kollenchym, sowie echtes Sklerenchym.
o = an der betreffenden Stelle ist kein Stereom ausgebildet.
— = die in der betreffenden Spalte bezeichneten Organe oder Organteile besitzt die betreffende Spezies nicht.

Von *Eryngium Lasseauxii* standen mir nur Blätter zur Verfügung.

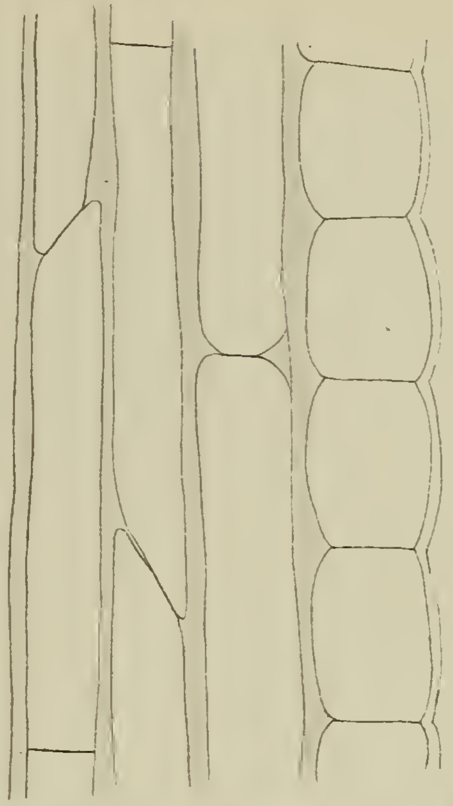
Verzeichnis der untersuchten Arten.

1. Von natürlichen Standorten wurden folgende Arten, meist in mehreren Exemplaren, gesammelt und frisch untersucht.

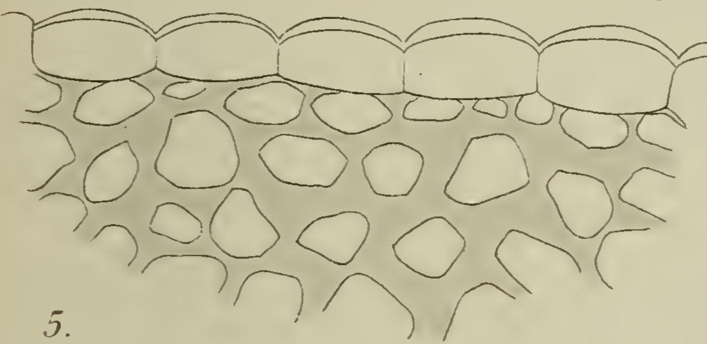
Sanicula europaea L.
Erynyium campestre L.
Chaerophyllum bulbosum L.
Ch. temulum L.



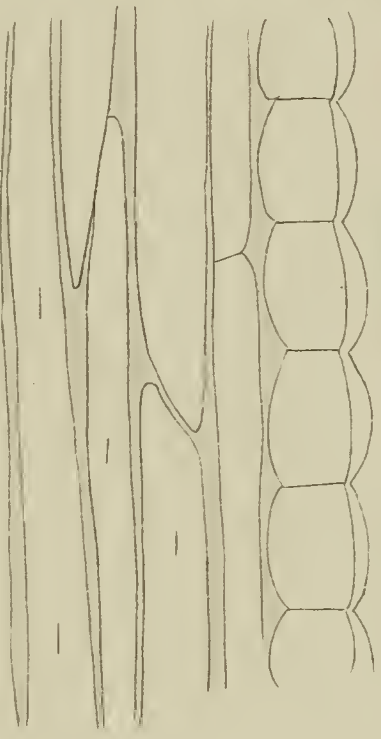
1.



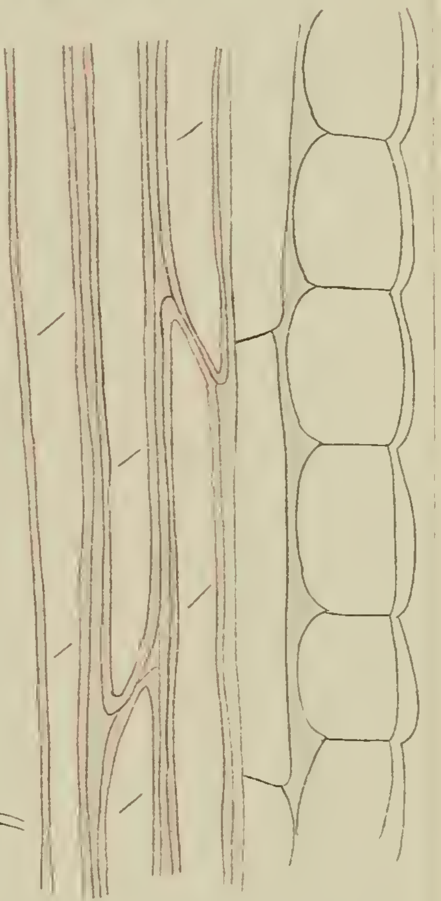
2.



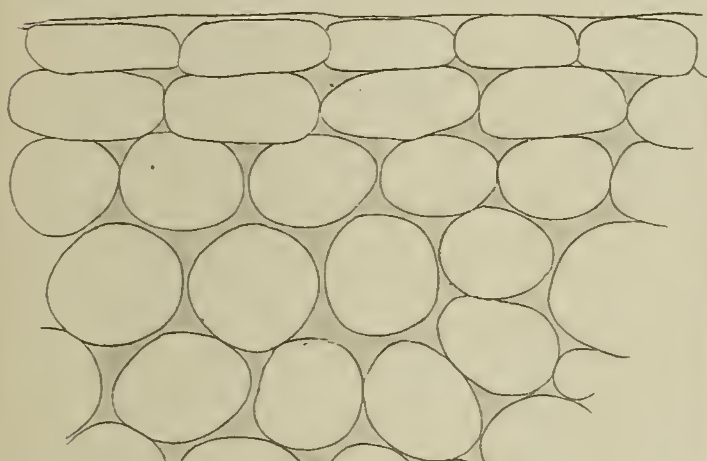
3.



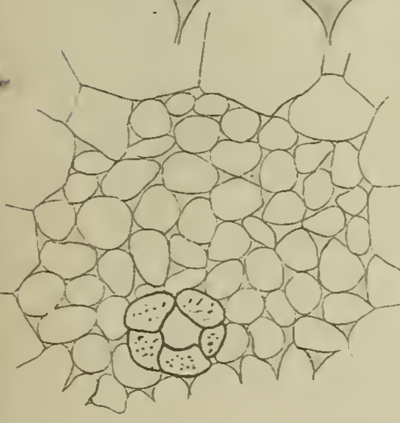
4.



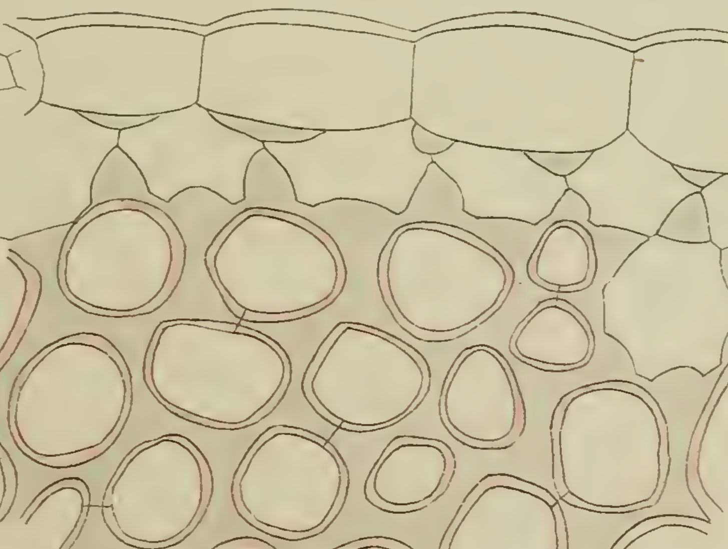
7.



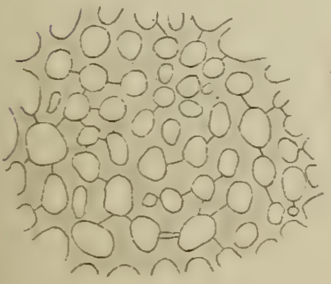
5.



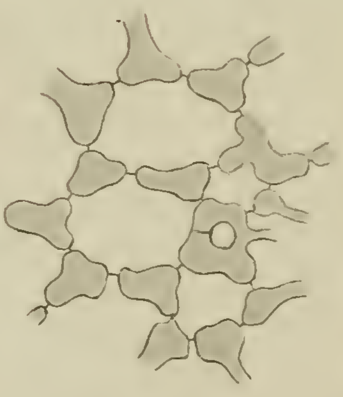
8.



6.



9.



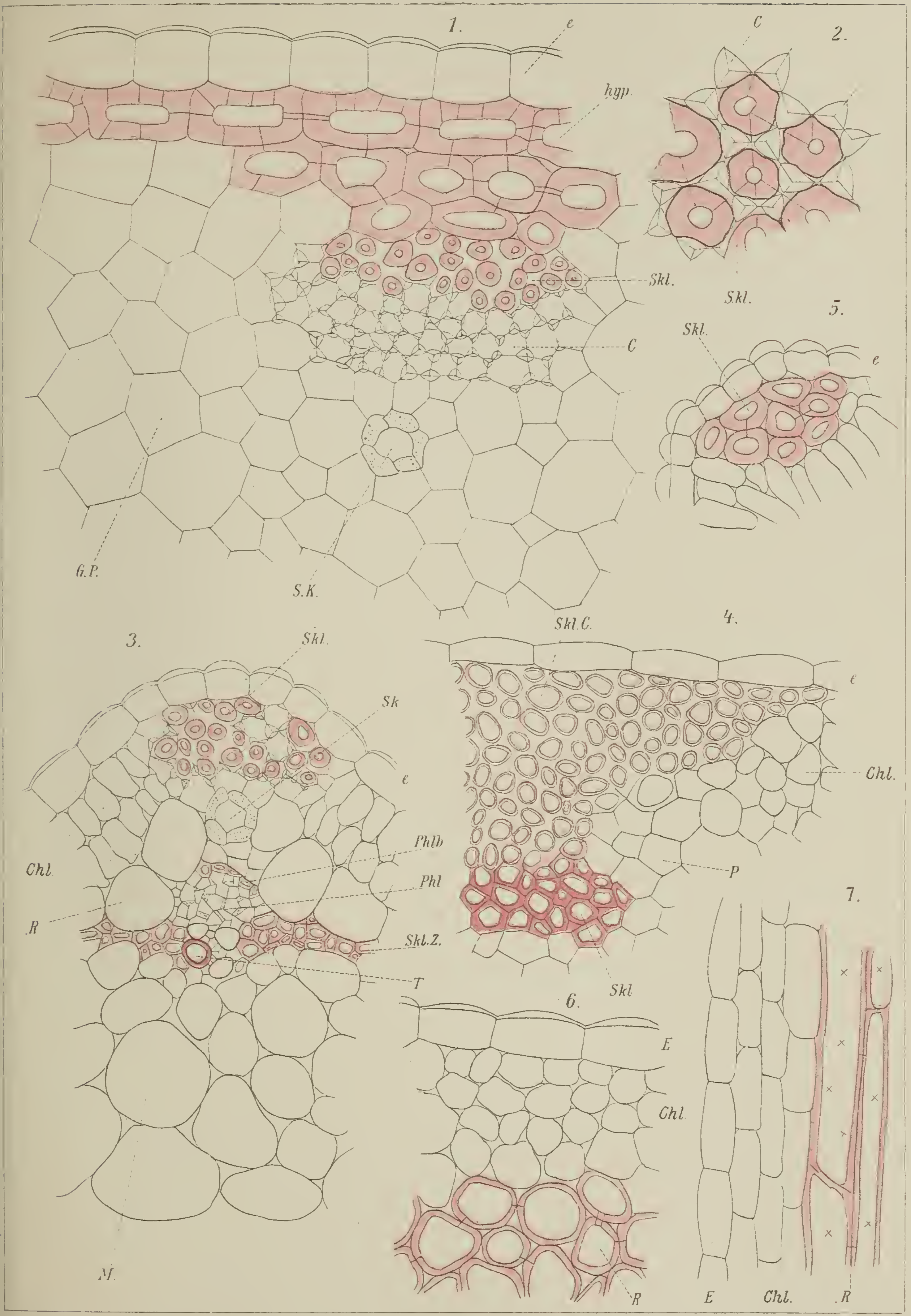
10.

Funk gez.

Verlag von C Heinrich Dresden-N

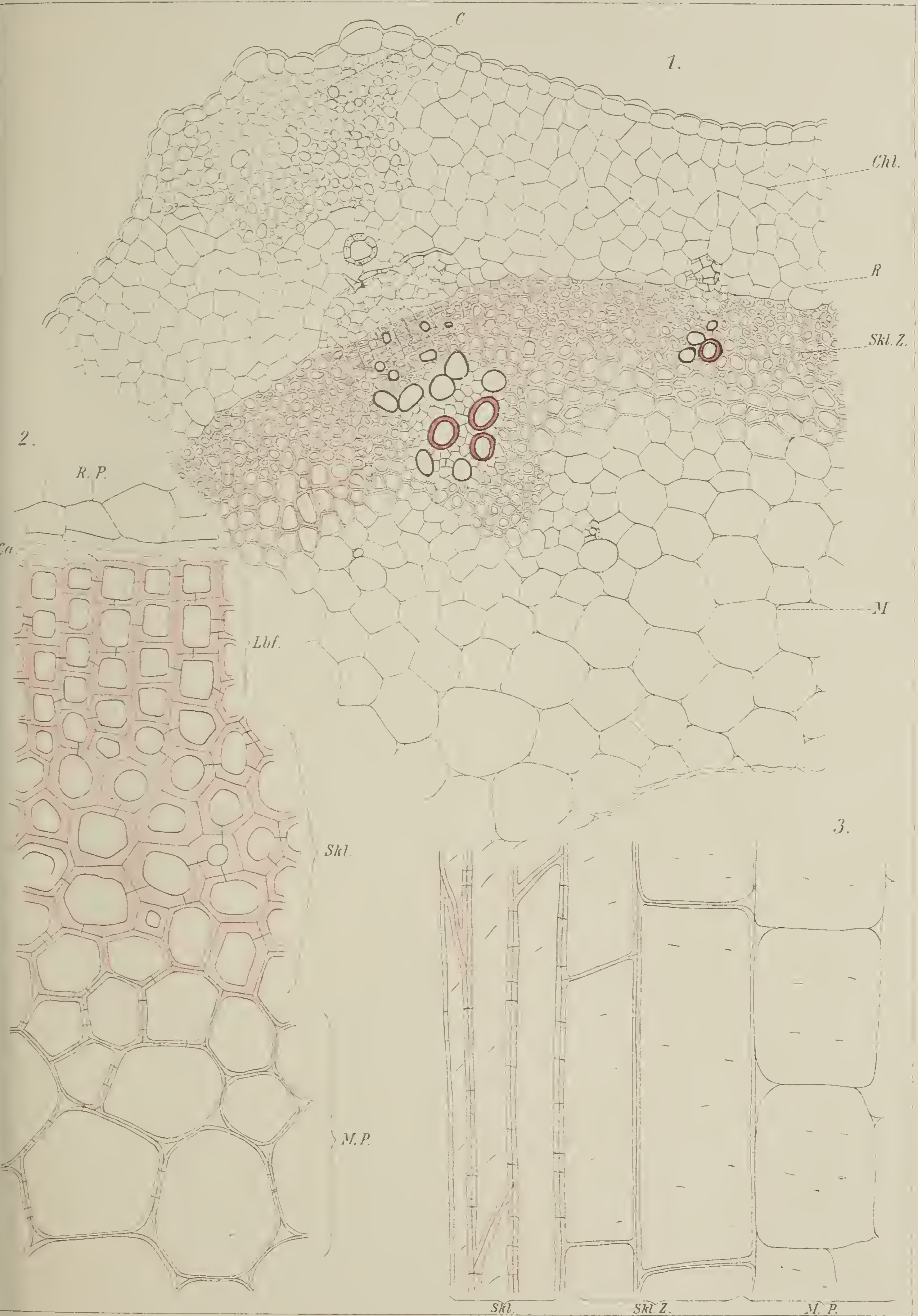
BRITISH MUSEUM

Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XXIX. Abt. I. *Tafel II.*


1.
e
hyp.
Skl.
C
G.P.
S.K.
2.
C
Skl.
5.
Skl.
e
3.
Skl.
Sk
e
Chl.
Phlb
Phl
R
Skl.Z.
T
M.
4.
Skl.C.
e
Chl.
P
Skl
6.
E
Chl.
R
7.
E
Chl.
R

Funk gez.
Verlag von C Heinrich, Dresden-N

BRITISH MUSEUM

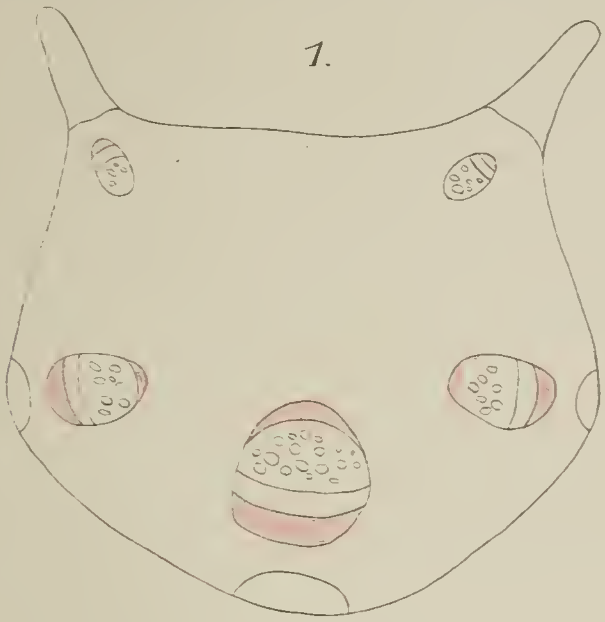

C
1.
Chl.
R
Skl. Z.
2.
R. P.
Ca.
Lbf.
M
Skl.
3.
M. P.
Skl.
Skl. Z.
M. P.

Funk gez.

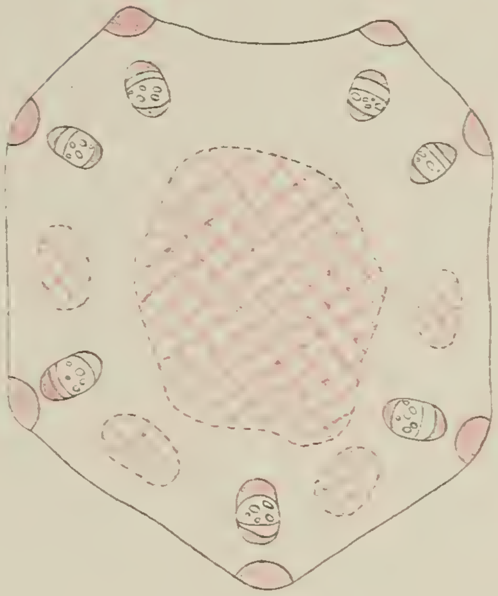
Verlag von C Heinrich Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

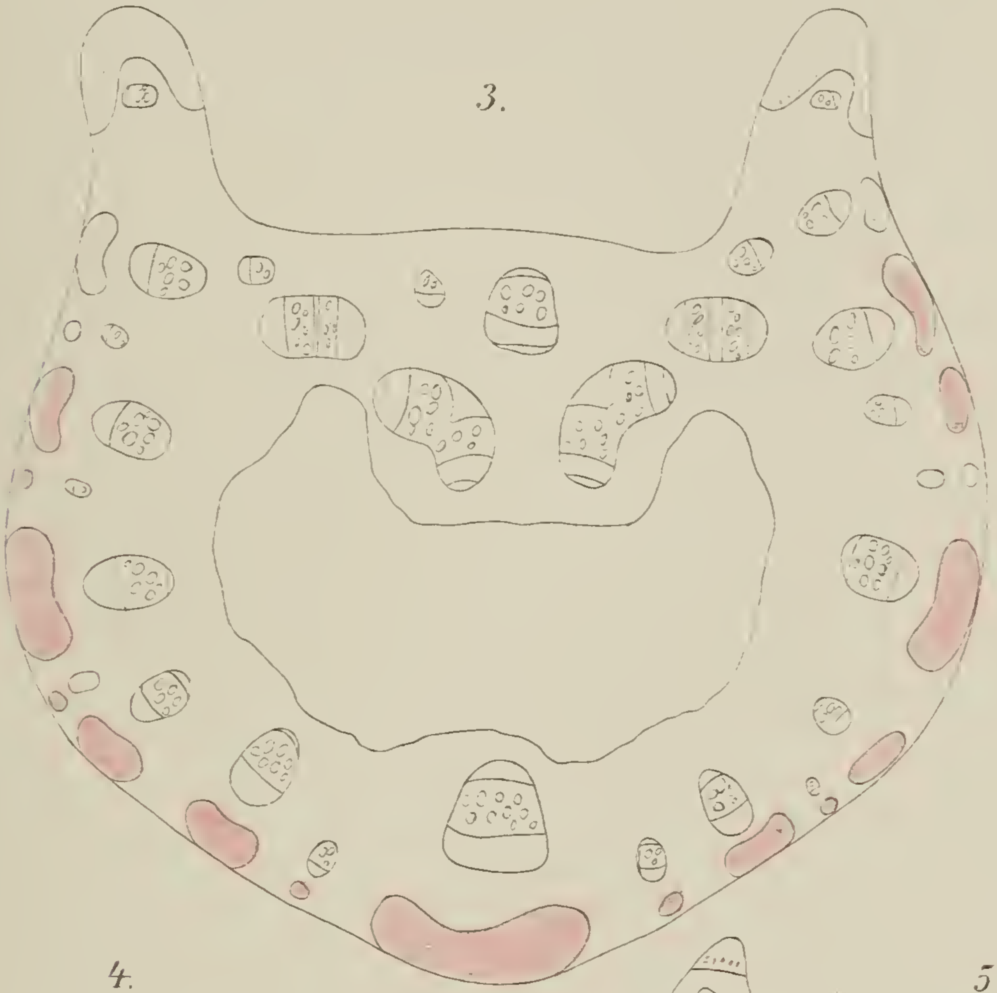
1.



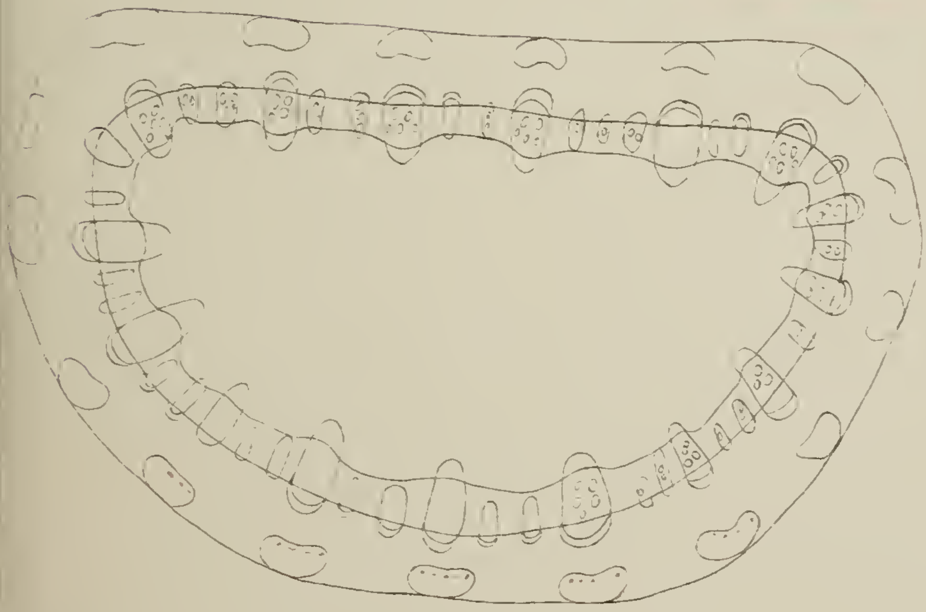
2.



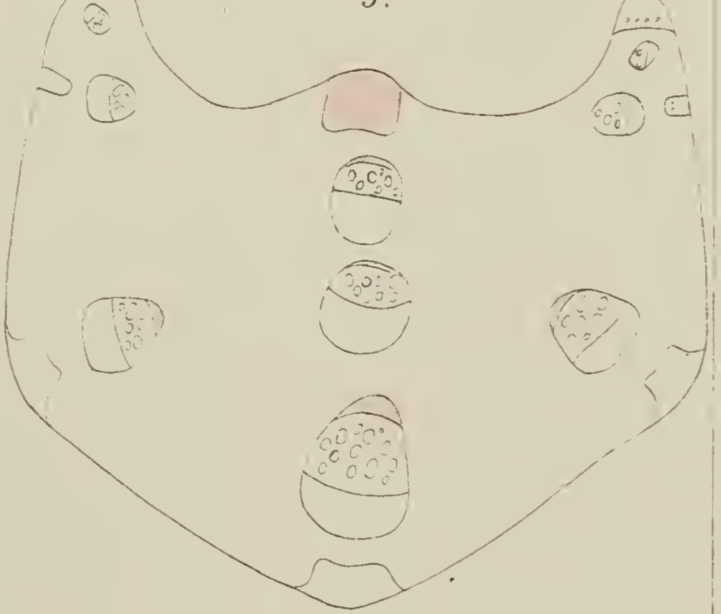
3.



4.



5.

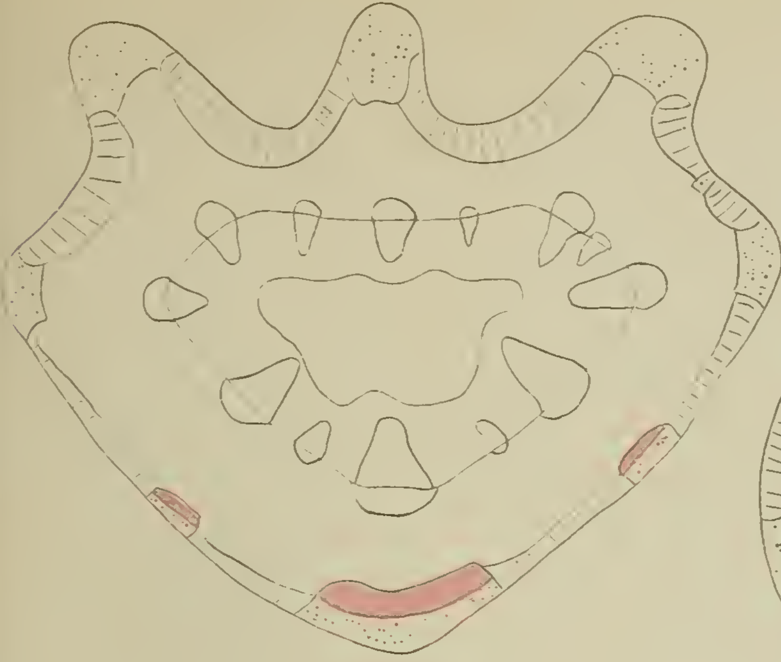


Funk gez

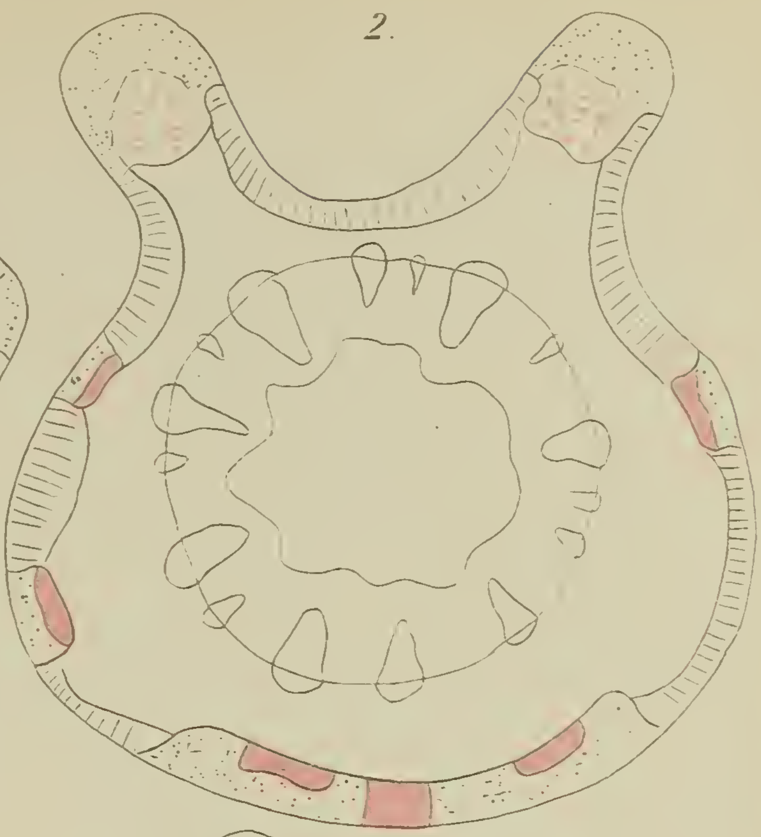
Verlag von C Heinrich, Dresden-N

BRITISH MUSEUM
B D

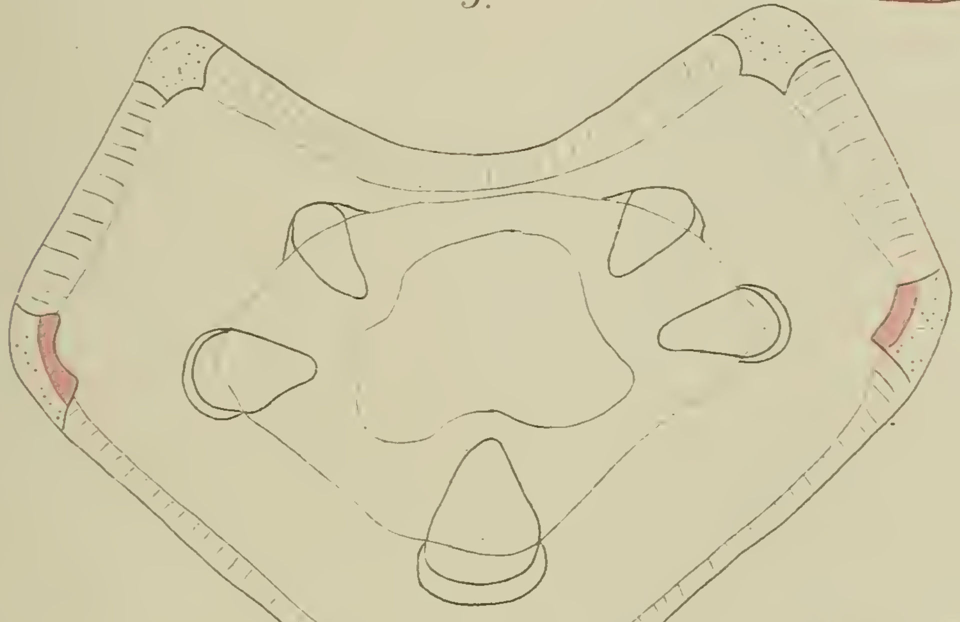
1.



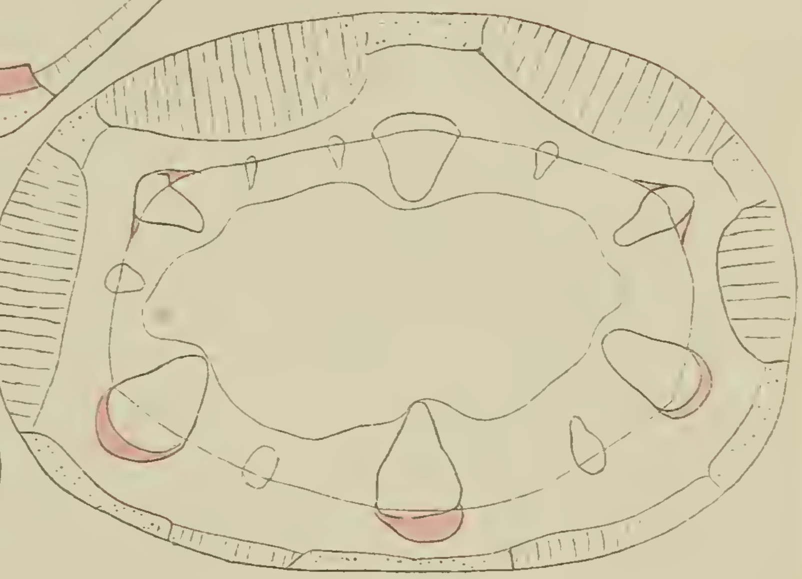
2.



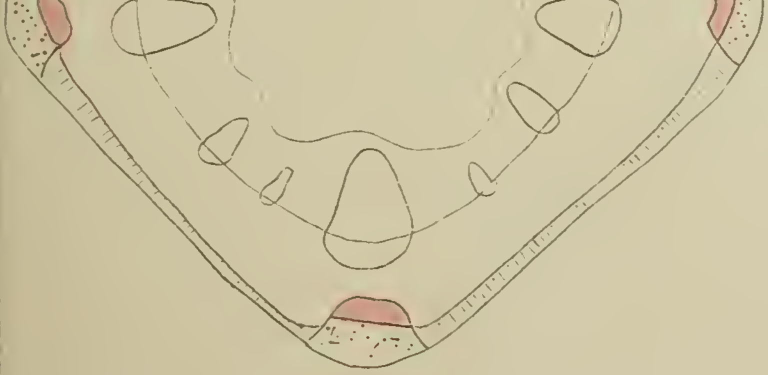
3.



5.



4.



Funk gez.

Verlag von C Heinrich, Dresden-N

BRITISH MUSEUM

Anthriscus silvestris Hoffm.
Torilis Anthriscus Gml.
Conium maculatum L.
Bupleurum falcatum L.
Cicuta virosa L.
Falcaria Rivini Host.
Carum Carvi L.
Pimpinella magna L.
  P. Saxifraga L.
Aegopodium Podagraria L.
Sium latifolium L.
Berula angustifolia Kch.
Seseli annuum L.
Oenanthe fistulosa L.
  Oe. Lachenalii Gml.
  Oe. Phellandrium Lnck.
Aethusa Cynapium L.
Silaus pratensis Bess.
Selinum Carvifolia L.
Angelica silvestris L.
Peucedanum Oreoselinum Mnch.
  P. officinale L.
  P. alsaticum L.
Pastinaca sativa L.
Heracleum Sphondylium L.
Daucus Carota L.

2. Im botanischen Garten der Universität Gießen standen mir außerdem folgende Arten lebend zur Verfügung:

Hydrocotyle vulgaris L.
  H. moschata Forst.
  H. triloba Thbg.
  H. bonariensis Lam.
Azorella spec.
Hacquetia Epipactis DC.
Astrantia maior DC.
Eryngium Olivierianum Delar.
  E. maritimum L.
  E. planum L.
  E. amethystinum L.
  E. agavifolium Groet.
  E. Lasseauxii DC.
Chaerophyllum aureum L.
Scandix Pecten Veneris L.
Myrrhis odorata Scop.
Caucalis daucoides L.
Orlaya grandiflora Hoffm.
Coriandrum sativum L.
Bupleurum rotundifolium L.
  B. ranunculoidos L.
  B. stellatum L.
Apium graveolens L.
Petroselinum sativum L.
Ammi maius L.
Pimpinella Anisum L.
Sium Sisarum L.
Seseli montanum DC.
  S. Pallasii Bess.
Oenanthe pimpinelloides L.
Foeniculum officinale All.
Anethum graveolens L.
Meum athamanticum Jacqu.
Ligusticum scoticum L.
Archangelica officinalis Hoffm.
Levisticum officinale Koch.
Ferula Ferulago L.
Peucedanum ruthenicum Bbrst.
  P. longifolium W. K.
  P. Petteri Vis.
  P. Cervaria Lap.
Imperatoria Osthruthium L.
Tommasinia verticillaris Bert.
(*Heracleum Sphondylium.*)
  H. villosum Fisch.
  H. asperum Bbrst.
Siler trilobum L.
Laserpitium gallicum L.

Verzeichnis der Literatur.

Schwendener, Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. 1874.

Burgerstein, Vorkommen und Entstehen des Holzstoffes. (Wien. Akad., math. naturw. Kl. Bd. 70. 1874.)

De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. 1877.

Haberlandt, G., Die Entwicklungsgeschichte des mechanischen Gewebesystems der Pflanzen. 1879.

Ambronn, H., Über die Entwicklungsgeschichte und die mechanischen Eigenschaften des Collenchyms. (Pringsh. Jahrb. Bd. 12. 1881.)

Courchet, Les Ombellifères en général et les espèces usitées en pharmacie. Montpellier 1882.

Behrens, Hilfsbuch zur Ausführung mikroskopischer Untersuchungen. Braunschweig 1883.

Möbius, M., Morphologie und Anatomie der monokotylenähnlichen Eryngien. (Pringsh. Jahrb. XIV. 1883.)

Volkens, G., Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane. (Jahrb. d. königl. botan. Gartens. Bd. III. 1884.)

Möbius, M., Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. (Pringsh. Jahrb. Bd. XVI. 1885.)

Solereder, H., Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dikotyledonen. (Dissert.) München 1885.

Möbius, M., Weitere Untersuchungen über monokotylenähnliche Eryngien. (Pringsh. Jahrb. XVII. 1886.)

Klausch, Morphologie und Anatomie der Blätter von *Bupleurum*. (Dissert.) Leipzig 1887.

Pick, G., Beiträge zur Kenntnis des assimilierenden Gewebes armlaubiger Pflanzen. (Diss.) Bonn 1887.

Géneau de Lamarlière, Recherches morphologiques sur la famille des Ombellifères. (Thès.) Paris 1893.

van Noenen, Die Anatomie der Umbelliferenachse in ihrer Beziehung zum System. (Diss.) Erlangen 1895.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 1896.

Schellenberg, H., Beiträge zur Kenntnis der verholzten Zellmembran. (Pringsh. Jahrb. Bd. 29. 1896.)

Drude, P., Umbelliferen. (Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfam. III, 8. 1898.)

Ricome, H., Recherches expérimentales sur la symétrie des rameaux floraux. (Ann. d. sc. nat. Bot. Sér. 8. T. 7. 1898.)

Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. 1898.

Grevillius, Morphologisch-anatomische Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Öland. (Englers Jahrb. Bd. 23. 1897.)

Dippel, L., Anwendung des Mikroskopes auf die Histologie der Gewächse. II. Aufl. 1898.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. T. I. 1898.

Ursprung, A., Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 19. 1901.)

Sonntag, P., Verholzung und mechanische Eigenschaften der Zellwände. (Ber. d. deutsch. Bot. Ges. Bd. 19. 1901.)

Ursprung, A., Die physikalischen Eigenschaften der Laubblätter. (Biblioth. bot. H. 60. 1903.)

Keller, H., Über den Einfluß von Belastung und Lage auf die Ausbildung des Gewebes in Fruchtstielen. (Diss.) Kiel 1904.

Sonntag, P., Über die mechanischen Eigenschaften des Rot- und Weißholzes der Fichte und anderer Nadelhölzer. (Pringsh. Jahrb. Bd. 39. 1904.)

Ball, O. M., Der Einfluß von Zug auf die Ausbildung von Festigungsgewebe. 1904.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation. T. II. 1904.

Nestel, Beiträge zur Stengel- und Blattanatomie der Umbelliferen. (Diss.) 1905.

Bücher, H., Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. (Pringsh. Jahrb. Bd. 43. 1906.)

Ursprung, A., Beitrag zur Erklärung des exzentrischen Dickenwachstums an Krautpflanzen. (Ber. d. deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. 24. 1906. p. 498–501.

Über den Bau der Blattspitzen der Mesembrianthema-Barbata.

Von

Dr. O. Oberstein, Breslau.

Mit Tafel VI und VII
nach 5 Originalzeichnungen des Verfassers und 2 Photographien,
im Kgl. Botanischen Institut aufgenommen von Dr. H. Reimann.

Einen höchst merkwürdigen Bau weisen innerhalb der Gattung *Mesembrianthemum* diejenigen Arten auf, die in der Subsektion *Barbata* vereinigt werden. Es erscheinen die Blätter, welche ungestielt, kurz gedrungen, mehr oder weniger zugespitzt, zylindrisch gestaltet und ringsum von meist zipfeligen Papillen besetzt sind, an der Spitze gekrönt von einem Schopfe zusammengeneigter bezw. von einem Strahlenkranze divergierender (vergl. Fig. 1 u. 2) Borsten. Diese Eigentümlichkeit soll in dem Namen der Subsektion zum Ausdruck gebracht werden.

Es hat nicht an Vergleichen dieser Borsten mit den äußerlich einen ähnlichen Eindruck hervorrufenden Mamillarienstacheln gefehlt. Indessen wirft ein solcher Vergleich ein ganz falsches Licht auf die morphologische Natur jener Gebilde. Wie eine nähere Untersuchung sofort ergibt, handelt es sich hier nicht um phyllomatische Bildungen, sondern um Trichomgebilde, freilich nicht um Trichome „einfachster Art“, wie Delbrouck[1]) seinerzeit meinte.

Die Büschelhaare sind vielmehr, besonders bei den Arten, wo sie strahlig divergieren, von kompliziertem Bau und zu den sogenannten Emergenzen zu rechnen.

Wenn man die einschlägige Literatur nach Arbeiten über den Bau dieser Gebilde nachschlägt, kommt man, so seltsam es klingen mag, zu einem negativen Ergebnis. Noch gar nicht, oder, wie wir gleich sehen werden, so gut wie gar nicht ist die Anatomie der interessanten Borsten bisher erforscht worden. Erst in dem großzügigen Werke R. Marloths über das Kapland, das ja die Heimat der *Mesembrianthema* darstellt, finden wir eine freilich sehr unklare und nichtssagende Zeichnung, die den anatomischen Bau der Büschelhaare zum Ausdruck bringen soll.[1])

---

[1]) Delbrouck, C., Die Pflanzenstacheln. (Hanstein, Botan. Abhandl. II. 1875. p. 28.)

Um zu vollem Verständnis hierfür zu gelangen, müssen wir die Gestalt der Papillen kurz ins Auge fassen. Diese sind, von *Mesembrianthemum stelligerum* abgesehen, zweizipfelig. Der eigentlich blasenförmige Basalteil derselben ist nach der Längsrichtung des Blattes gestreckt und oberseits mit einer sattelförmigen Quereinbuchtung in der Mitte versehen. Von den Zipfeln ist vielfach nur der vordere spitz ausgezogen, der hintere meist bügelartig gestaltet (vergl. Fig. 3). Spitz ausgezogen (vergl. Fig. 4) fand ich auch den hinteren Papillenfortsatz bei *Mesembrianthemum bulbosum*[2]), während Berger dies bis dahin nur bei *Mesembrianthemum mirabile* beobachtet hatte.

Die Büschelhaare an der Blattspitze sind nun bei den *Barbata* ebenfalls papillöser Natur. Sie leiten sich von den zweizipfeligen Papillen in der Weise ab, daß sich die vordere Spitze auf Kosten der hinteren ganz bedeutend vergrößert. Jene stellt alsdann das Borstenhaar selbst, die hintere ein rückwärts weisendes, spornartiges Anhängsel (vgl. Figur 5) dar. Ich konnte diesen relativ einfachen Sachverhalt beobachten bei *Mesembrianthemum barbatum* und *intonsum*. Nach Bergers Beschreibung gehört ferner in diese phylogenetisch ältere Artengruppe noch *Mesembrianthemum mirabile*.[3])

Um den phylogenetisch jüngeren, komplizierten Typus zu verstehen, müssen wir weiter ausholen.

Bei allen papillösen *Mesembrianthema*, deren Epidermalpapillen hunderte, ja tausende von Malen die gewöhnlichen Oberhautzellen an Volumen übertreffen, sind letztere, von unregelmäßigen Konturen umgrenzt, regellos zwischengeschaltet, im Verein mit den flach inserierten, der Nebenzellen entbehrenden Spaltöffnungen. Am Fuße aber der Papillen ordnen sich die kleinen Epidermalelemente strahlig an, mit dem großen Durchmesser nach der Mitte der Papillengrundfläche weisend. Vielfach ist nun das Mesophyll unter den Papillen großzelliger und etwas kräftiger entwickelt als unter den interpapillären Epidermalpartien. Die Folge davon ist, daß die Papillenbasis und mit ihr die radiär angeordneten, kleinen Epidermiszellen etwas vorgeschoben werden, bezw. mit hinaufgezogen erscheinen. Die Epidermis ist nicht eben, sondern hügelig; auf jedem Hügel steht eine Papille. Dieses ganz allgemein zu beobachtende Stadium bildet den Ausgangspunkt zur Emergenzentwicklung, wie sie die Blattspitzen bei *Mesembrianthemum bulbosum, stelligerum* und *stellatum* aufweisen. Höchstwahrscheinlich gehört auch *Mesembrianthemum densum* hierher, vielleicht auch *Mesembrianthemum setuliferum*. Ich konnte von diesen beiden Spezies Untersuchungsmaterial nicht bekommen, gründe vielmehr diese Vermutung auf Bergers Artbeschreibung (a. a. O. p. 85 u. 82).

---

[1]) Marloth, R., Das Kapland. (Chun, C., Wissensch. Ergebn. d. dtsch. Tiefseeexped. II, 3. 1908. p. 305. Fig. 121, 2 (a—c.)

[2]) Oberstein, O., Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Mesembrianthemum*. [Inaug.-Diss.] Breslau 1910. p. 71.

[3]) Berger, A., Mesembrianthemen und Portulacaceen. 1908. p. 86.

An den Blattspitzen, wo die Papillenborsten sich auf relativ geringem Raum zusammendrängen, wuchert nun das Mesophyll bei den bezüglichen Arten am meisten. Es bildet sich unter jeder Papillenborste eine Art Sockel, an dem die kleinzellige Epidermis sich seitlich hinaufzieht. Oben aber umfaßt der Sockel, der vielfach eine rechtwinkelige Knickung nach außen aufweist, wodurch das Auseinanderstrahlen der Borsten bewirkt wird, becherartig die Basis der Papille. Wo die Borstenhaare, wie bei den genannten Formen, in solchen Emergenzbechern sitzen, fehlt nun der vorhin als spornartiges Papillenanhängsel bezeichnete hintere Spitzenfortsatz ganz (vgl. Fig. 6). Die abgerundete Basis des Haares sitzt, in ganz ähnlicher Weise wie bei den Brennhaaren unserer Urticaarten, in der Emergenz, welche fürs bloße Auge als knollige Verdickung am Grunde der Borsten in die Erscheinung tritt.

Von ungleich höherem Interesse als der papillöse Bestandteil dieser Emergenzbildungen ist weiterhin deren andere Komponente: das Mesophyllgewebe. Dieses ist, von den Enden der das Blatt längs durchlaufenden Gefäßbündel an bis zur Papillenhaar-Basis hin verkorkt, wie u. a. eine Färbung mit Sudan III-Glyzerin sofort klar beweist. Scharf hebt sich dann auf Blattlängsschnitten die von den Emergenzen gezierte Korkkappe durch intensiv rote Färbung von dem übrigen Mesophyll ab, das in einem mehrschichtigen Hohlzylinder chlorophyllhaltigen Palisadenparenchyms das Wassergewebe des Inneren umschließt (vgl. Fig. 5). Bei sehr jungen Blättern gelingt der Nachweis jener merkwürdigen Korkkappen noch nicht, umso besser bei vollentwickelten, wo zwischen das verkorkte Mesophyll der Spitze und die Enden der Leitbündel ein sekundäres Korkgewebe sich quer durch das Blatt zieht, das durch die Tätigkeit eines erst in einem gewissen Altersstadium herausdifferenzierten Phellogens die Korkzellen der Kappe von unten her vermehrt (vgl. Fig. 7).

Nur noch einmal ist bisher im Pflanzenreich ein analoger Bau der Blattspitzen beobachtet worden, nämlich bei den gleichfalls kapländischen, aber in einen ganz anderen Verwandtschaftskreis gehörigen Bruniaceen.¹) Diese interessante Konvergenz fordert eine Erklärung, und zwar eine Erklärung aus den ökologischen Verhältnissen heraus, wie sie die Heimat der Aizoaceen, zu denen *Mesembrianthemum* gehört, und der Bruniaceen bietet.

Die ökologischen Bedingungen, unter denen die Pflanzen Südafrikas wachsen, finden wir bei Marloth am angeführten Orte beschrieben. In einem Meer von Licht, dessen Intensität die sonnigen Felder Italiens weit hinter sich läßt, gedeihen hiernach die Sukkulenten der Karroowüste, unter denen die *Mesembrianthema* mit mehreren hundert Spezies an Artenzahl alle anderen zusammengenommen übertreffen.²) Dazu kommen die extremen Temperatur-

---

¹) Kirchner, R., Beiträge zur Kenntnis der Bruniaceen. [Inaug.-Diss.] Breslau 1904. p. 25—27.

²) Marloth, a. a. O. p. 221.

und Niederschlagsverhältnisse des Wüstenklimas mit ihren enormen Hitzegraden tagsüber und den $^3/_4$ Jahre und länger währenden Dürreperioden. Als Anpassung an die exzessive Trockenheit faßt nun Marloth den Bau der Blattspitzen unsrer Mesembrianthemenarten auf.[1])

Seiner Meinung nach stellen die Papillenborsten nichts anderes dar als Saughaare zur Aufnahme tropfbar flüssigen Wassers, mittels deren die Pflanze den nächtlichen Taufall für sich nutzbar zu machen vermag. Zwar gibt er für *Mesembrianthemum* keinen zahlenmäßigen Nachweis dieser seiner Ansicht, aber er beschreibt es, jenes „Strömen in den Zellen der Haare“, das man an den in einen Tropfen Wasser gebrachten verwelkenden Blattspitzen unter dem Mikroskop verfolgen könne.

Mir gelang es trotz wiederholter Versuche nicht, diese Beobachtung bestätigt zu sehen. Vor allem spricht auch vollständig gegen Marloths Auffassung der geschilderte, anatomische Bau jener Haarbüschel, an dem nach dem geschilderten Verlauf der Sudan III-Glyzerinreaktion ein Zweifel schlechterdings nicht möglich ist. Behandelt man, nach den Angaben K. Kroemers,[2]) Blattlängsschnitte mit diesem weitaus besten Korkfarbstoff, so färben sich rot nur die kutinisierten Außenmembranen der Epidermiszellen, die Papillen und das verkorkte Mesophyll unter jenem merkwürdigen Schopfe, bezw. Kranze von Papillenborsten an der Blattspitze.

Welches ist nun aber deren ökologische Bedeutung, wenn die Auffassung, es seien wasserabsorbierende Haare, irrig ist? Das Studium der ontogenetischen Entwicklung der Blätter gibt uns den Hinweis darauf, in welcher Richtung die Antwort auf diese Frage liegt.

Noch wenn die jungen Blätter als winzige Höckerchen, etwa von der Form und Größe eines kleinen Kompositensamens, in den schützenden Blattachseln verborgen sind, ragt das bereits wohlentwickelte Papillenhaarbüschel der Blattspitze glitzernd wie ein Pappus hervor. Die Borsten eilen dem übrigen Blattwachstum in der Jugend weit voraus. Sie funktionieren zu der Zeit höchstwahrscheinlich als wirksame Transpirations-Schutzorgane der jungen Blattanlagen. Später tritt diese Funktion der Papillenhaare selbst zurück. In den Vordergrund tritt nun statt dessen die Wirkung des verkorkten Mesophylls der Blattspitze. Dasselbe schützt die der intensivsten Sonnenstrahlung offenbar am meisten exponierte Blattspitze gegen Verdunstungsverlust. Ganz ähnlich wie wir Weinflaschen u. dergl. mit Korken verschließen, die an gedeckter Tafel vielfach dann mit allerlei Zierat versehen sind, setzen die erwähnten *Mesembrianthema* ihren mit Wassergewebe gefüllten, zum Teil ja direkt wie schlanke Flaschen gestalteten Blättern zierliche Korkpfropfen auf, damit die kostbare

---

[1]) Marloth, a. a. O. p. 305. 307 und anderwärts.

[2]) Kroemer, K., Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. (Bibliotheca Botan. Bd. XII. H. 59. 1903—1904. p. 9.)

Flüssigkeit des Inneren nicht verdunste und ihnen der gespeicherte Vorrat erhalten bleibe in der lange währenden Trockenzeit.

Meiner Meinung nach wirken die Papillenborsten an sich bei vollentwickelten Blättern lediglich als Schmuck; sind sie doch in ihrer zierlichen Gestalt und ihrem glitzernden Aussehen, zu dem sich bei einigen Arten noch die rotbraune Färbung gesellt, ganz dazu angetan, das Ansehen der buschigen Pflänzchen zu heben. Wem diese Auffassung aber zu wenig utilitaristisch erscheint, der mag jene Organe der Blattspitzen als bis zu einem gewissen Grade sicherlich wirksamen Schutz gegen Tierfraß auffassen. Die äußerliche Ähnlichkeit mit den ja allerdings bedeutend härteren Mamillarienstacheln, auf die auch neuere Mesembrianthemen-Forscher[1]) immer wieder hinweisen, mag dazu ihr Teil beitragen.

Tafelerklärung.

Tafel VI.

Fig. 1. *Mesembrianthemum stelligerum* Haw.

Fig. 2. *Mesembrianthemum bulbosum* Haw.

Tafel VII.

Fig. 3. *Mesembrianthemum barbatum* L., Blattepidermis im Flächenschnitt.

Fig. 4. *Mesembrianthemum bulbosum* Haw., Blattepidermis im Flächenschnitt.

Fig. 5. *Mesembrianthemum intonsum* Haw., Längsschnitt durch das Blatt, etwas schematisiert: *a* Wasserspeicherndes Gewebe des Blattinnern; *b* mehrschichtiger Mantel chlorophyllgrüner Palisadenzellen; *c* peripherer Wasserspeicher (Papillen); *d* verkorkte Mesophyllzellen (Korkpfropf) an der Blattspitze; *e* Schopf von Papillenborsten.

Fig. 6. *Mesembrianthemum bulbosum* Haw., Längsschnitt durch die Korkkappe mit zwei Emergenzen der Blattspitze.

Fig. 7. *Mesembrianthemum barbatum* L., Längsschnitt durch die Korkkappe der Blattspitze: *g* Gefäßbündelendigungen; *ph* eingeschaltetes Phelloderm; *k* verkorktes Mesophyll der Blattspitze; *v* vorderer Papillenfortsatz (Borstenhaar); *h* hinterer Papillenfortsatz (spornartiges Anhängsel des Schopfhaares); *w* unverkorktes Wassergewebe des Mesophylls.

---

[1]) Berger, A., a. a. O. p. 5. — Hegi, Über die Mesembrianthemen. (Gartenflora 49. 1910. p. 12.)

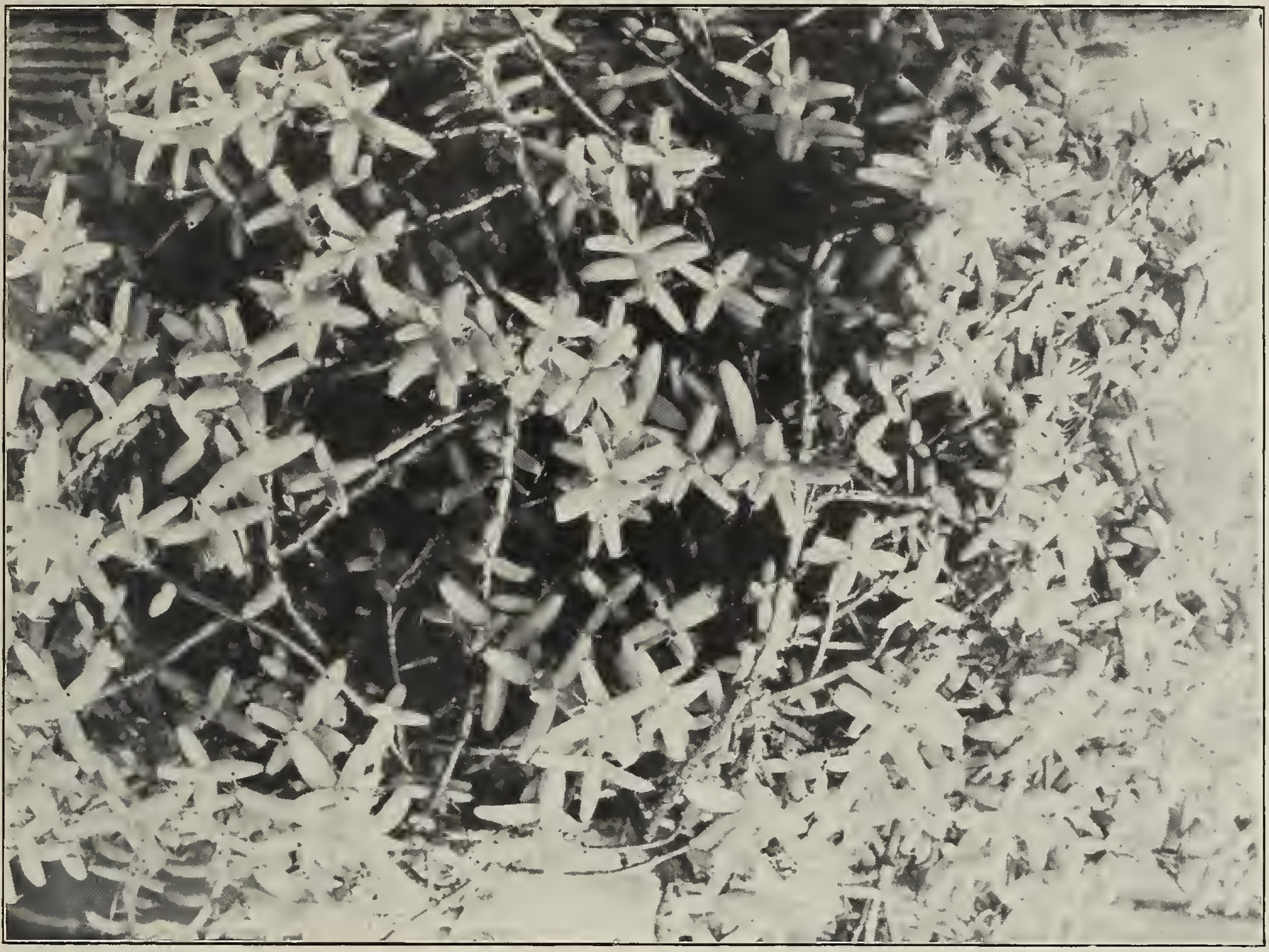


Fig. 1. *Mesembrianthemum stelligerum* Haw.
Phot. Dr. Reimann.

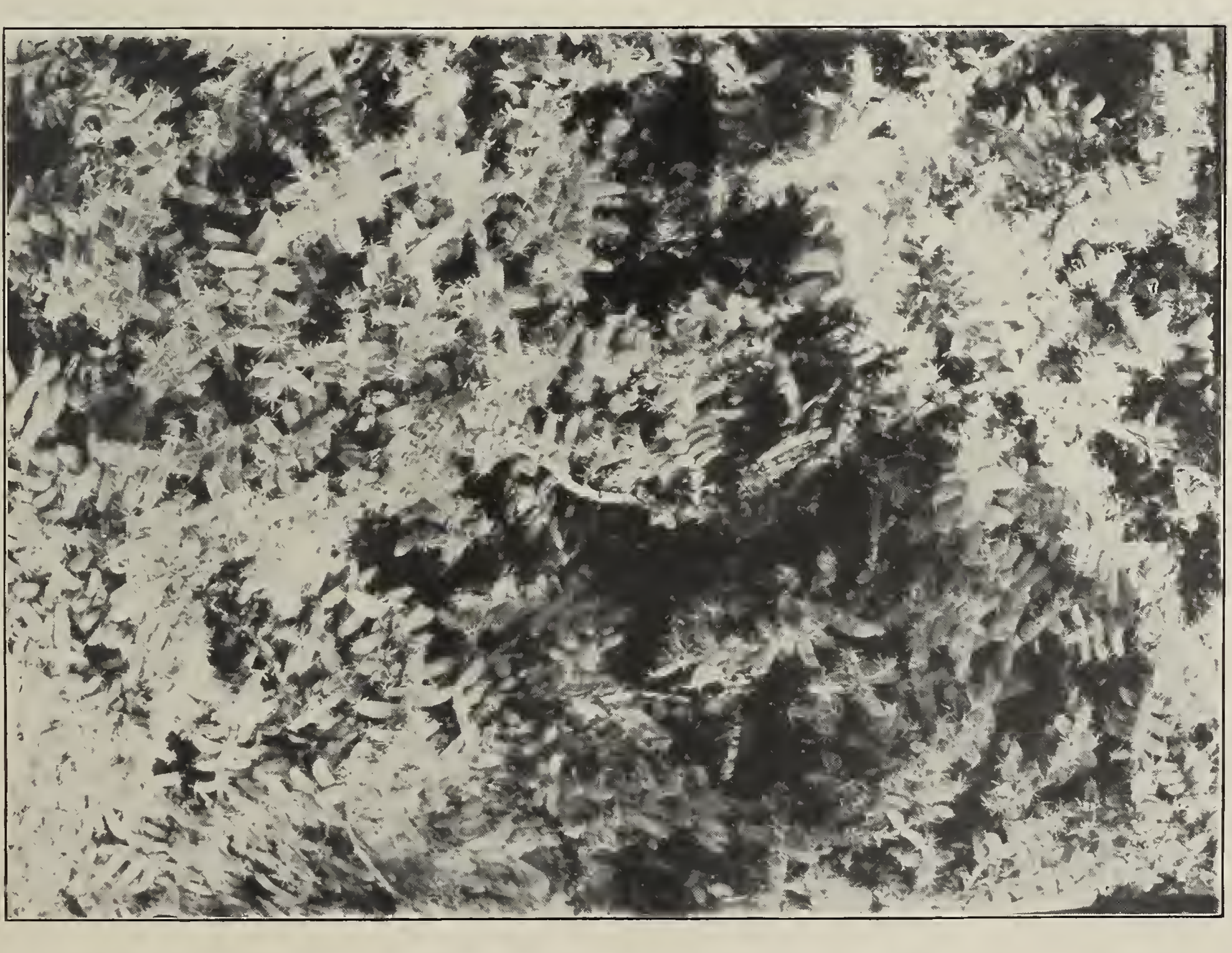


Fig. 2. *Mesembrianthemum bulbosum* Haw.
Phot. Dr. Reimann.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Fig. 3.

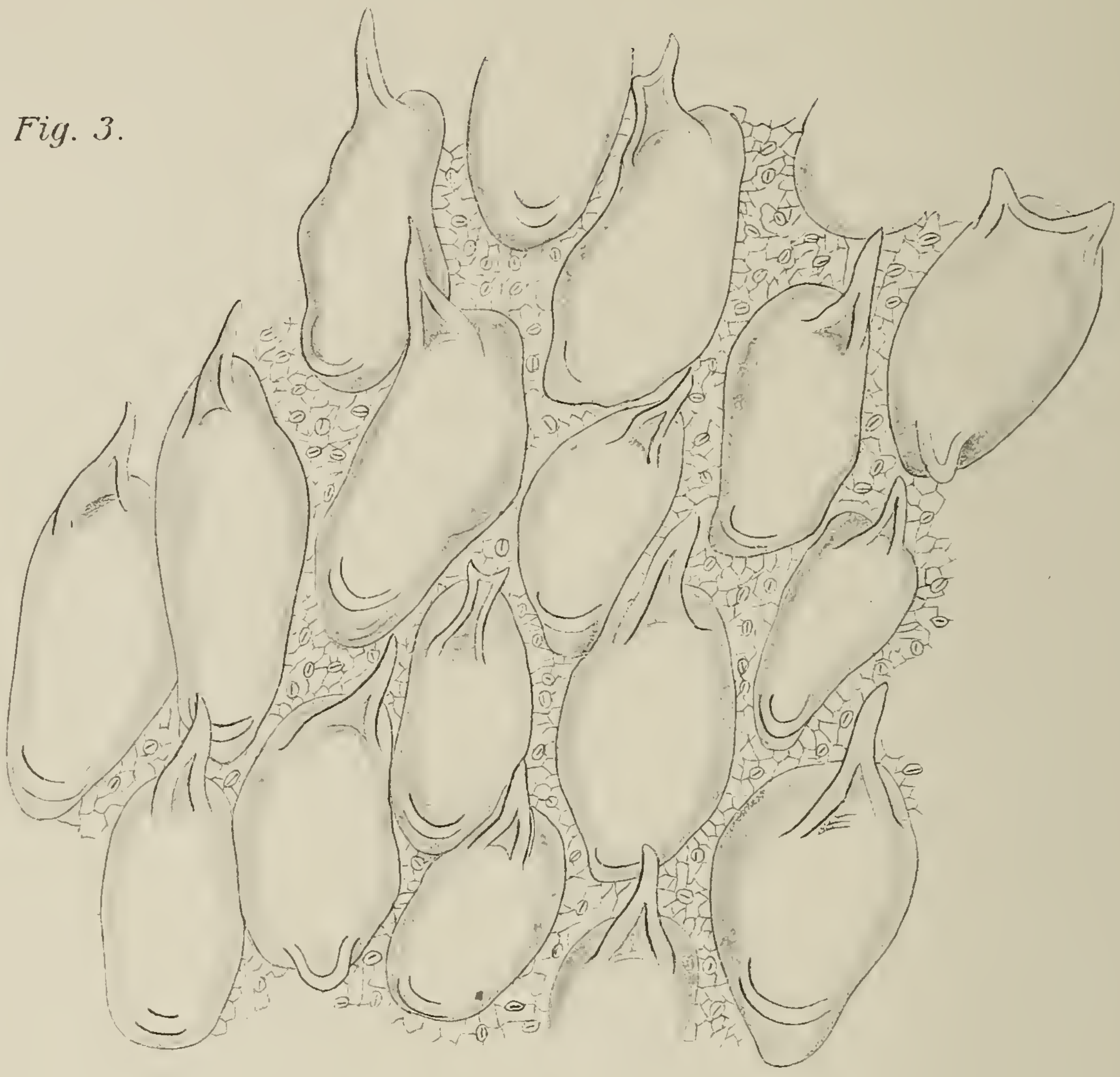


Fig. 4.

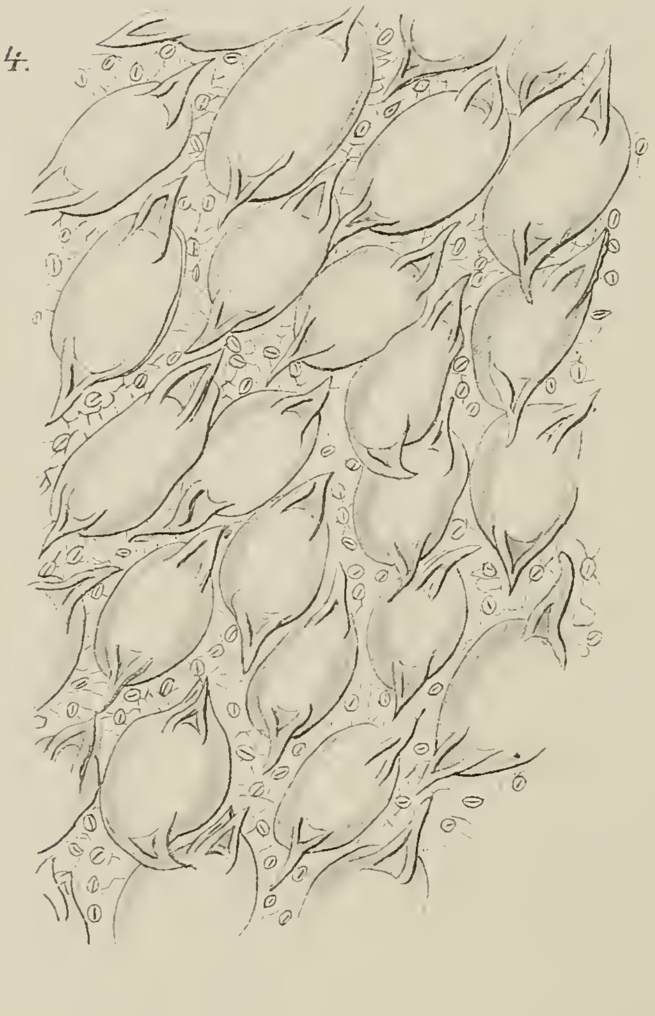
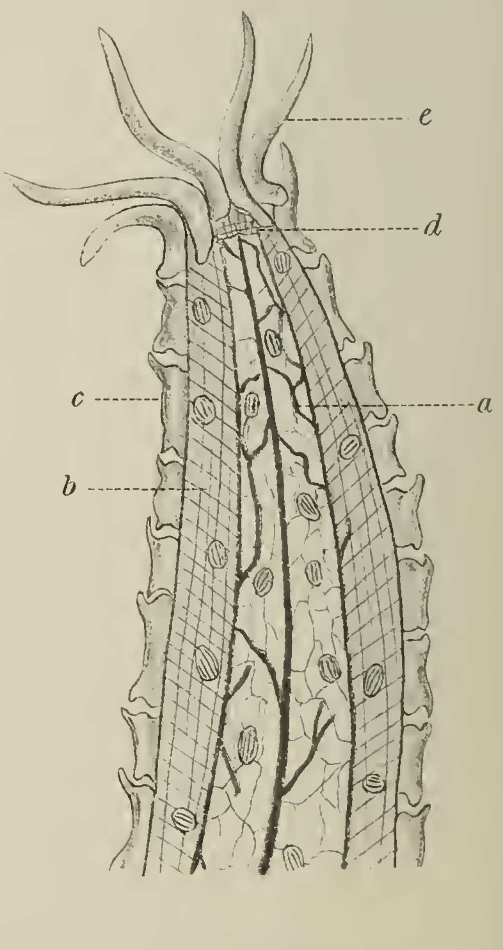


Fig. 5.



Oberstein gez.

Tafel VII.

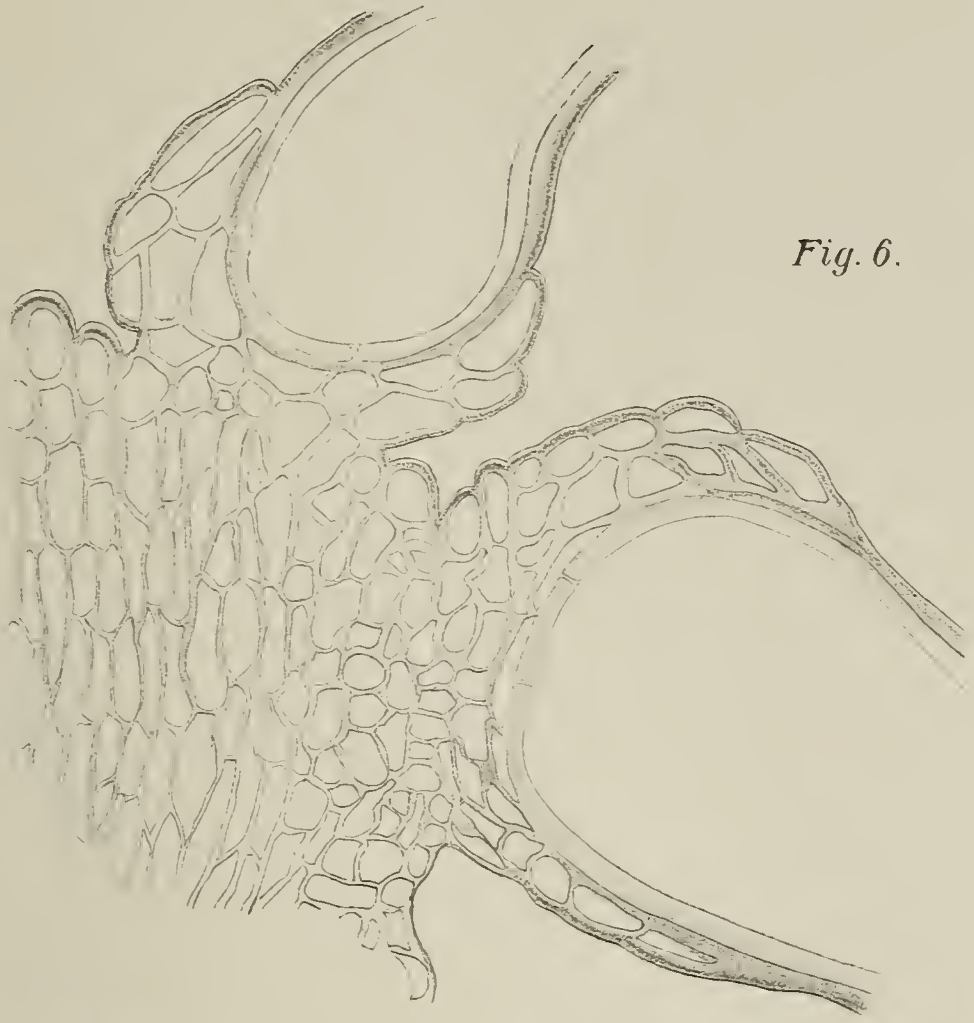


Fig. 6.

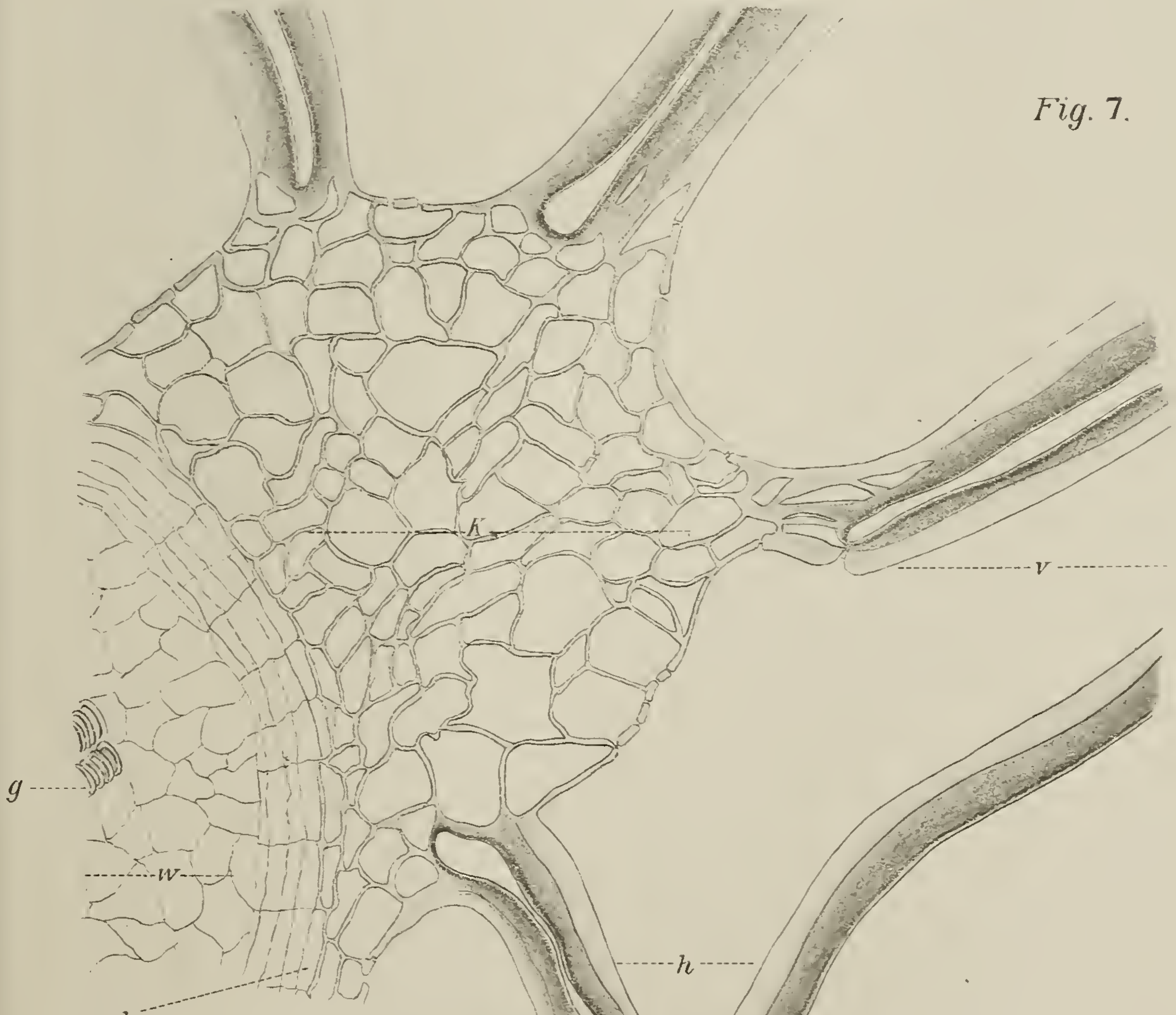


Fig. 7.

Verlag von C. Heinrich Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY

Beihefte
zum
Botanischen Centralblatt.

Original-Arbeiten.

Herausgegeben
von
Geh. Regierungsrat Prof. Dr. O. Uhlworm
in Berlin.

Band XXIX.
Erste Abteilung:
Anatomie, Histologie, Morphologie und Physiologie der Pflanzen.

Heft 3.

1913
Verlag von C. Heinrich
Dresden-N.

Ausgegeben am 30. Januar 1913.

Inhalt.

Seite

Boas, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Simarubaceen. Mit 8 Abbildungen im Text . . 303—356

Daněk, Morphologische und anatomische Studien über die *Ruscus*-, *Danaë*- und *Semele*-Phyllokladien. Mit 2 Tafeln und 13 Abbildungen im Text . . . . 357—408

van Wisselingh, Über die Kernstruktur und Kernteilung bei *Closterium*. Mit 1 Tafel . . . . 409—432

Die Beiträge erscheinen in zwangloser Folge. Jeder Band umfaßt 3 Hefte. Preis des Bandes **M. 16.—**.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen oder direkt vom Verlage C. Heinrich, Dresden-N.

Zusendungen von Manuskripten und Anfragen redaktioneller Art werden unter der Adresse: Geh. Regierungsrat Professor Dr. O. Uhlworm, Berlin W., Hohenzollerndamm 4, mit der Aufschrift „Für die Redaktion der Beihefte zum Botanischen Centralblatt“ erbeten.

Beiträge zur Anatomie und Systematik der Simarubaceen.

Von

Friedrich Boas, Hennenbach.

Mit 8 Abbildungen im Text.

Die Simarubaceen bilden eine den Rutaceen nahestehende Familie tropischer und subtropischer Holzgewächse. Ein für die ganze Familie charakteristisches morphologisches oder anatomisches Merkmal ist nicht vorhanden, so daß Schumann in seinem morphologischen Praktikum von den Simarubaceen nicht mit Unrecht als von einer charakterlosen Familie spricht. Doch ist der größere Teil der Simarubaceen durch folgende Eigenschaften ausgezeichnet: Die strahlige Blüte besitzt einen intrastaminalen, oft zu einem Gynophor verlängerten Diskus. Die Stamina haben an ihrer Basis oft ein schuppenförmiges Anhängsel. Die in 2 bis 5 Zahl vorhandenen freien oder in selteneren Fällen vereinten Karpelle enthalten meist nur eine epitrope Samenanlage mit der Mikropyle nach außen und oben. Die Frucht ist meist eine Steinfrucht, seltener eine Flügelfrucht. Fast alle Simarubaceen besitzen in den verschiedensten Vegetationsorganen Bitterstoffe. Gerade dieses Merkmal erleichtert oft die Erkennung der Simarubaceen ganz beträchtlich.

Über die Anatomie der Simarubaceen liegen eine ganze Reihe von Angaben vor. In den „Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Rutaceae, Simarubaceae* und *Burseraceae* nebst Beiträgen zur Anatomie und Systematik dieser Familien" hat A. Engler viel zur Kenntnis und genaueren Umgrenzung der Simarubaceen beigetragen (1). Das Vorkommen von Sekretgängen hat van Tieghem bei mehreren Simarubaceen festgestellt (2). Von Solereder liegen ebenfalls eine Reihe von Angaben über anatomische Verhältnisse vor (3). In neuerer Zeit hat nun F. Jadin eine monographische Darstellung der Anatomie der Simarubaceen gegeben (4). Trotz dieser Vorarbeiten war es erwünscht, die Simarubaceen noch einmal durchzuarbeiten. In Jadins Arbeit fanden sich nämlich eine Reihe von Angaben, die sich bei einer orientierenden Nachuntersuchung als unrichtig oder ungenau erwiesen, so speziell fast alle Notizen über das Vorkommen von Hypoderm. Teilweise wurden diese Angaben ja schon von Solereder (Erg.-Bd.) und van Tieghem (5) richtig gestellt. Aber es blieben immerhin noch genug Fragen offen, welche es wünschenswert erscheinen ließen, die Simarubaceen noch einmal monographisch in Bezug auf ihre anatomischen Verhältnisse zu untersuchen. Außerdem hatte sich seit Jadins Arbeit (1901) noch mancherlei neues Material angehäuft, über welches anatomische Angaben fehlten. Aus diesen Gründen wurde mir von meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. L. Radlkofer die Ausführung der vorliegenden Arbeit übertragen. Für die Förderung, die Herr Geheimrat Radlkofer durch die Leitung der Arbeit, Herr Geh. Regierungsrat Prof. Dr. A. Engler in Berlin, Herr Direktor Fischer von Waldheim in Petersburg, Herr Direktor Mattirolo in Turin, Herr Direktor Lecomte in Paris, Herr Dr. E. Haßler in Genf, Herr Prof. Dr. Peter in Göttingen und Herr Dr. Th. Loesener in Berlin durch freundliche Überlassung von Herbarmaterial dem Verfasser zuteil werden ließen, möchte er auch hier die Genannten seines aufrichtigen Dankes versichern.

Allgemeiner Teil.

Nicht alle Simarubaceen besitzen eine wohlausgebildete Spreite; die xerophilen Gattungen *Holacantha* und *Castela* sind (nämlich *Holacantha)* überhaupt blattlos, oder sie entwickeln nur sehr kleine und am Rande umgerollte ericoide Blätter (wie *Castela)*. Die Mehrzahl der Simarubaceen hat unpaarig gefiederte Blätter, die Blättchen selbst sind meist ganzrandig. Eine Ausnahme in letzterer Hinsicht machen nur einzelne Arten von *Ailanthus* und *Brucea*. Die Gattungen *Soulamea* (z. T.), *Amaroria*, *Samadera* sowie die der Gruppe der Irvingien, ferner *Castela* und *Suriana* besitzen ungeteilte ganzrandige Blätter. Die Nervatur ist immer fiedernervig, und zwar herrscht die nervatio camptodroma (6) vor, nur bei *Ailanthus* und *Brucea* ist die bogenläufige Nervatur etwas weniger deutlich ausgeprägt. Für die anatomische Untersuchung wurde ein rechteckiges Stückchen, das einen Teil eines der unteren primären Seitennerven einschließt, gewählt und die Schnitte trocken, in Wasser und gebleicht untersucht.

Die Epidermis ist sehr verschieden ausgebildet, sowohl auf der Ober- wie auf der Unterseite. Bei den meisten Gattungen ist sie einschichtig. Hypoderm findet sich nur bei *Ailanthus grandis* Prain, bei *Odyendia gabonensis* Engl., *O. Zimmermanni* Engl. und *Perriera*. Sämtliche gegenteilig lautende Angaben Jadins (l. c.) beruhen auf falscher Deutung verschleimter Membranen, was bereits von van Tieghem (l. c.) und Solereder (Ergänzungs-Bd. 1908) teilweise berichtigt wurde.

Unregelmäßige und zur Außenwand parallele Teilungen der Epidermiszellen sind ziemlich häufig. Aber überall, wo diese Teilungen auftreten, überraschen sie durch ihre Variabilität und Inkonstanz. Als Beispiel dieser Art seien die Verhältnisse in der Ausbildung der Epidermis von *Soulamea Mülleri* erwähnt. Während nämlich bei einem von le Boucher gesammelten Exemplare die Epidermis zwei bis drei Teilungen aufwies und zwar so, daß die inneren durch die Teilung entstandenen Zellen eine sehr beträchtliche Größe hatten, während die äußerste Zellschicht sehr niedrig war, zeigte ein andres — von Deplanche gesammeltes. n. 278 — durchgehends eine ungeteilte einschichtige Epidermis. Solche Teilungen, die mitunter eine Strecke weit auslassen, so daß eine gewöhnliche einschichtige Epidermis sich zwischen eine mehrfach geteilte einschiebt, finden sich bei *Soulamea, Amaroria, Castela* und etwas spärlicher bei *Hannoa Klaineana* Preuß et Engl. und *H. undulata* (Guill. et Perr.) Planchon. Da nun die inneren Zellen dieser geteilten Epidermis entweder alle oder doch teilweise verschleimt sind, so ist es nicht immer leicht, die Teilungswände und die verschleimten Membranen auseinander zu halten; Jadin hat diese so unregelmäßig geteilte Epidermis nebst den verschleimten Membranen kurzweg als Hypoderm bezeichnet.

Auch die sogenannte „gefächerte" Epidermis Pfitzers (7) findet sich bei einer Reihe von Arten. Bekanntlich wird die gefächerte Epidermis durch das Auftreten feiner vertikaler Wände innerhalb der durch dickere Seitenwandungen abgegrenzten Epidermiszelle gebildet. Bei *Soulamea Mülleri* Brong. et Gris. weisen die Epidermiszellen oft drei vertikale Wände auf. Bei *Desbordesia Soyauxii* v. Tiegh. sind diese feinen sekundären Wände scharf zickzackförmig gebogen; schon dadurch heben sie sich von den dicken geraden Seitenwänden der Epidermis ab. Bei den übrigen Gattungen aus der Gruppe der Irvingieen ist die gefächerte Epidermis mehr oder weniger deutlich ausgebildet.

Die Außenwand der Epidermiszellen ist von der Fläche betrachtet entweder geradlinig begrenzt oder oft sehr stark buchtig bis zickzackförmig; in diesem letzteren Falle finden sich in den Buchten meist Randtüpfel. Auf der Mittelfläche selbst wurden nie Tüpfel beobachtet. Die Modellierung der Außenwand der Epidermis ist sehr verschieden, unterseits häufiger wie oberseits. Punkte, Linien in stärkerer oder schwächerer Ausbildung sind ebenso häufig zu finden wie eine völlig glatte Außenwand. Um die Spaltöffnungen sind die Kutikularstreifen der Außenwand oft stärker ausgebildet und radiär um die Stomata angeordnet, wodurch natürlich sowohl die Spaltöffnung wie die Modellierung der Außenwand besonders deutlich hervortritt. Andererseits ist die Wandung der Spaltöffnungsnebenzellen der Irvingien meist glatt, während die übrigen Epidermiszellen eine kräftige Skulptur aufweisen.

Kutinkörper zwischen Kutikula und Zellulosemembran der Epidermis wurden nur bei *Soulamea Mülleri* beobachtet. Die Epidermis hat einen eigenartigen Silberglanz, der wohl auf die Einlagerung der kleinen stäbchenförmigen, schwer aufzufindenden

Kutinkörper zurückzuführen ist. Bekanntlich wird ja der Blauglanz vieler Blätter und auch Früchte durch solche Körper verursacht, wie G. Gentner nachgewiesen hat (8).

Oberseits sind die Epidermiszellen nur selten nach außen gewölbt, so bei *Rigiostachys bracteata* Planch. Unterseits dagegen finden sich bei zahlreichen Gattungen und Arten Papillen, die sich in drei Gruppen einteilen lassen. Kegelförmige Papillen, zu deren Ausbildung die ganze Außenwand der Epidermiszelle verwendet wurde, finden sich bei *Simaruba officinalis* Dc., *S. versicolor* St. H. und ihren Varietäten *angustifolia* Engl. und *pallida* Engl., *S. opaca* Radlk. (= *S. amara* Aubl. var. *opaca* Engl.); *Odyendea gabonensis* Engl.; *Eurycoma longifolia* A. W. Ben. und *Simarubopsis Kerstingii* Engler. In allen diesen Fällen sind die von Kutikularleisten stark unebenen Papillen ziemlich lang, nur die von *Simarubopsis* sind niedrig. Über die Spaltöffnungen sind sie meist schief geneigt, wodurch dann noch eine Art zweiter Vorhof über dem fast immer vorhandenen ersten Vorhof entsteht. Daß das Vorkommen der Papillen nicht immer für die Art konstant zu sein braucht, lehrt das Verhalten von *Eurycoma longifolium* A. W. Ben. Während nämlich ein aus dem Herbarium der East India Company (Nr. 1159) stammendes Exemplar deutliche Papillen besitzt, finden sich an einem von Winkler ausgegebenen Exemplar (Malayische Pflanzen Nr. 3260) gerade noch erkennbare Rudimente einer papillösen Epidermis.

Kurze zitzenförmige Papillen, zu deren Ausbildung nicht mehr die ganze Außenwand der Epidermiszellen verwendet wurde, kommen den Irvingieen zu. Die Vorwölbung der Epidermis ist oft sehr gering, einzelne Zellen sind überhaupt nicht mehr papillös. Diese kurzen Papillen wurden bei *Klainedoxa grandifolia, Irvingella Harmandiana* v. T., *I. Smithii* v. T., *I. rubra* v. T. und *I. Oliveri* v. T. beobachtet. Den übrigen Irvingieen scheinen, soweit das untersuchte spärliche Material diesen Schluß zuläßt, Papillen zu fehlen.

Eine dritte und letzte Papillenform ist auf die Gattung *Alvaradoa* beschränkt. Bei dieser Gattung sind die Papillen sehr lang, die Wände im Gegensatz zu den zwei vorher besprochenen Formen auffallend dünn und auf der Außenseite fast glatt. Zur Bildung der Papille wird, wie bei dem ersten Typus, die ganze Außenwand der Epidermiszelle verwendet. Bei *Alvaradoa* kommen auch auf der oberseitigen Epidermis sehr kleine Papillen vor und zwar auffallenderweise in nächster Nähe der Nerven und auf ihnen. Die Epidermis ist hier kurz vorgewölbt und stark verdickt. Daß in diesem Falle die Papillen eine Lichtsinnesfunktion nicht ausüben können, ist wohl schon mit Sicherheit aus ihrer Lage über den Nerven zu schließen. Vielleicht handelt es sich um eine ähnliche Bildung, wie sie Heinricher an gewissen Campanulaarten beschrieben hat (9).

Krönchenpapillen wurden nirgends beobachtet.

Die Spaltöffnungen kommen fast ausnahmslos nur auf der Blattunterseite vor; hier aber stets sehr reichlich. Bei den meisten

Arten ist ein mehr oder weniger starker Vorhof ausgebildet. Fast immer liegen die Spaltöffnungen in gleicher Höhe wie die umgebenden Epidermiszellen. Bei der blattlosen *Holacantha Emoryi* A. Gray jedoch sind sie sehr beträchtlich unter die Stengelepidermis verlagert, so daß ein tiefer schmaler Kanal von den Schließzellen nach außen führt. Häufig ist dieser Kanal noch mit Wachsausscheidungen teilweise verstopft, was ja für eine so ganz ausgesprochen xerophile Art wie *Holacantha* nicht weiter befremdlich ist.

Auf der Oberseite des Blattes wurden Spaltöffnungen nur bei *Suriana maritima* L. beobachtet; ferner gelegentlich bei einzelnen Arten von *Ailanthus* in der Nähe der Nerven.

Bei den meisten Simarubaceen fehlt eine bestimmte Anordnung der die Spaltöffnung umgebenden Zellen zu sogenannten Nebenzellen. In der Regel ist eine ganze Anzahl, etwa 4—10 Epidermiszellen annähernd im Kreis um die Spaltöffnung angeordnet. Eine bestimmte Orientierung der Spaltöffnung zur Längs- oder Querachse des Blattes ist nicht vorhanden. Bei *Soulamea* treten die Spaltöffnungen zu Gruppen von 4—8 zusammen. Diese Gruppen erscheinen auf dem Blattquerschnitt etwas eingesenkt, da die außerordentlich enge Retikulation des Blattes unterseits ziemlich stark vorspringt. Daß durch diese Einsenkung der Spaltöffnungen ein gewisser Schutz gegen zu starke Transpiration erzielt wird, ist wohl ohne weiteres klar. Um wirkliche Krypten, wie sie z. B. bei *Nerium* und *Ficus* (10) vorkommen, Jadin unter Hinweis auf *Nerium* (Jadin l. c. p. 288) angibt, handelt es sich bei *Soulamea* nicht. Ähnliche Verhältnisse finden sich auch bei den schmalblättrigen Arten von *Castela*. Hier sind die ericoiden Blätter wie bei *Soulamea* mit sehr enger und vorspringender Retikulation versehen Durch das sehr dichte Venennetz werden die Spaltöffnungen auf die kleinen Venenmaschen der unteren Epidermis zusammengedrängt. Diese Gruppen sind dann wegen der vorspringenden Nervatur etwas eingesenkt. Bei *Soulamea* wird das Vorspringen der Nervatur durch großblumiges Kollenchym, bei *Castela* durch die Ausbildung von Palissadenparenchym auf der Ober- und Unterseite der Nerven bedingt.

Bereits bei *Soulamea* kann man nicht selten beobachten, daß infolge des Zusammendrängens mehrerer Spaltöffnungen auf einen kleinen Raum parallele Anordnung mehrerer Stomata vorkommt. Typisch ist eine parallele Gruppierung der Spaltöffnungen in Reihen bis oft zu 5 bei den Arten der Gattung *Irvingia*, weniger häufig bei *Klainedoxa*. Bei der Gruppe der Irvingieen sind die Spaltöffnungen stets von Nebenzellen, die zur Spalte parallel laufen, begleitet. Am deutlichsten ist dieses Verhältnis bei *Irvingia* und *Klainedoxa* vorhanden, daran schließt sich dann *Irvingella*, bei *Desbordesia* tritt es schon stark zurück, namentlich im Vergleich mit *Irvingia*. Immerhin kommen den sämtlichen vier Gattungen aus der Gruppe der Irvingieen zur Spalte parellele Nebenzellen zu. Van Tieghem spricht den Gattungen *Irvingella* und *Desbordesia* diesen Rubiaceentypus ab. Diese Angabe hat auch Solereder (Ergänzungsband p. 67) aufgenommen, sie kann aber nicht zu Recht bestehen. Ähnlich wie die Irvingieen verhält sich *Picrodendron baccatum* L. Krug et Urb., was bereits Jadin (l. c. p. 302) bemerkt hat. Bei *Suriana* sind die Spaltöffnungen von 3—5 Epidermiszellen umgeben; sind nur drei vorhanden, so kann man nicht selten einen ausgeprägten Kruziferentypus beobachten. Für *Castella erecta* geben Boergesen und Paulsen (11) Nebenzellen, welche zur Spalte parallel laufen, an. Die von mir untersuchten Arten *(C. Nicholsonii, Tweedii* und *salubris)* zeigten diesen Typus jedenfalls nicht.

Häufig sind die Wände der an die Spaltöffnungen grenzenden Zellen beträchtlich dünner als die der entfernter liegenden Zellen. Offenbar wirkt diese Ausbildung im Sinne einer besseren Beweglichkeit des Spaltöffnungsapparates. Dieses Verhältnis wurde z. B. bei *Hannoa chlorantha, Mannia africana, Odyendea Zimmermanni, Simaruba Berferoama* und *Simaba cuneata* beobachtet.

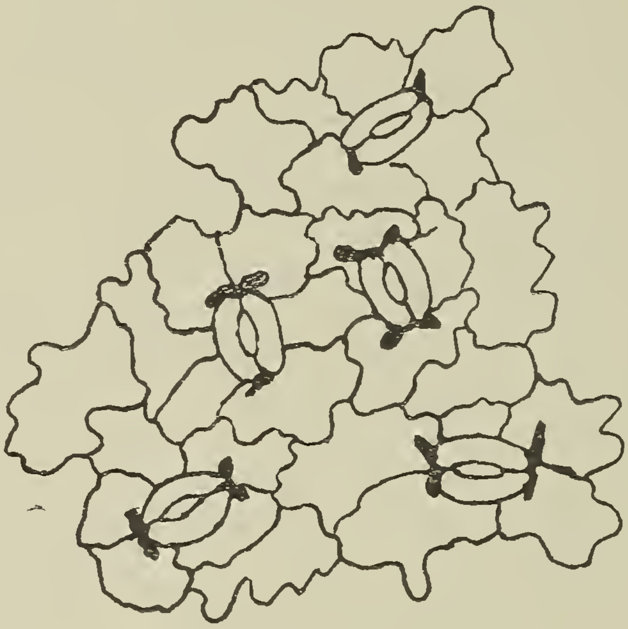


Fig. 1.
Untere Epidermis von *Picramnia Spruceana.* Die Duplikaturen der Spaltöffnungsnachbarzellwände besonders reichlich ausgebildet.

Bei den Arten, welche dicht unter der Epidermis einen mehr oder weniger geschlossenen Sklerenchymbelag aus Idioblasten besitzen, muß dieser natürlich unter den Spaltöffnungen auslassen, um den Gasaustausch nicht zu beeinträchtigen. Da nun das dichte Geflecht der Sklerenchymzellen auf dem Flächenschnitt sehr deutlich durch die Epidermis hindurch zu erkennen ist, an den Spaltöffnungen aber fehlt, so treten die letzteren als viel hellere Stellen gegen die durch den Sklerenchymbelag dunklere Epidermis sehr scharf hervor. Dies gilt speziell für *Simaba, Simaruba* und *Eurycoma.*

Durch eigenartige zapfenartige Fortsätze an den Wänden der Spaltöffnungsnachbarzellen zeichnen sich fast alle Arten der Gattung *Picramnia* aus. Diese in das Lumen der Nachbarzellen der Stomata hineinragenden Fortsätze sind so gelagert, daß an beiden

Enden der Spalte je zwei solcher Zapfen liegen. Das eine oder andre Mal fehlt der eine, so daß also mindestens einer, höchstens vier dieser Duplikaturen der Wandungen an einer Spaltöffnung vorkommen. Jadin (l. c.) hat diese Bildungen völlig ignoriert. Bei Labiaten, Geraniaceen, Juglandaceen und Penaeaceen (Solereder, l. c. p. 814) kommen ganz ähnliche Bildungen vor; nach eigener Beobachtung auch an *Crepis*.

Als Anhangsgebilde der Epidermis finden sich bei den Simarubaceen einzellige und einzellreihige, meist sklerenchymatische Haare, ferner mehr oder weniger langgestielte Köpfchendrüsen und Drüsenzotten. Die Irvingieen zeichnen sich durch das Fehlen jeglicher Haarbildung aus; darauf hat weder Jadin (4) noch van Tieghem (2) hingewiesen.

Die weiteste Verbreitung unter den Trichomen besitzen die einzelligen bezw. einzellreihigen Haare. Meist kommen beide Formen nebeneinander vor. Die Haare sind meist ziemlich lang, auf der Außenseite glatt oder nur wenig mit Kutikularleisten versehen und an der Basis verbreitert. An der Basis stark glockig erweiterte Haare finden sich nur bei *Harrisonia*. Stark, aber gradlinig verbreiterte (und an der Basis gradlinig begrenzte) Haare charakterisieren die Gattung *Picramnia*. In einigen Fällen sind die Haare an der Basis zusammengezogen und mit diesem mehr oder weniger verschmälerten Basalteil in der Epidermis befestigt. So verhalten sich *Bruca* und die Haare an den Blütenteilen von *Simaba*, *Simaruba*, *Hannoa* und *Picramnia*. Bei *Soulamea* und *Picramnia* (hier nur die der Blütenteile) sind die Haare häufig dicht an der Basis fast rechtwinklig umgebogen und zeigen Neigung zur Ausbildung zweiarmiger Haare mit sehr ungleichlangen Ästen. Sonst finden sich rechtwinklig umgebogene Haare noch bei *Alvaradoa* und *Picrodendron*.

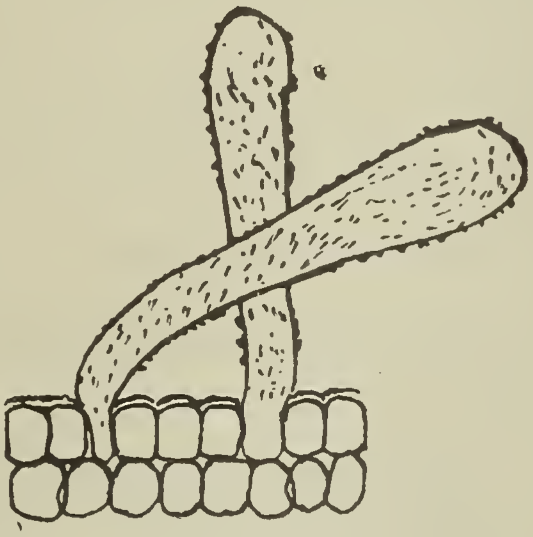


Fig. 2.
Haare auf dem Kronblatt von *Hannoa Schweinfurthii* Engl.

Eine besondere Ausbildung zeigen die Haare auf den Kronblättern und den Anhängseln der Filamente bei den Gattungen *Hannoa*, *Simaba sectio Aruba* und *Odyendia*. Sie sind nämlich dünnwandig, lang, weitlumig und am Ende meist ziemlich stark keulenförmig angeschwollen. Ihre Wandung ist dicht mit feinen Punkten und Strichen besetzt. Auf den Unterschied in der Haarform *Picramnia,* je nachdem die Haare auf den Blättern oder auf den Blütenteilen vorkommen, wurde schon oben hingewiesen.

Ohne Haare sind, abgesehen von den Irvingieen, nur die Gattungen *Cadellia, Guilfoylia Samadera* und *Mannia.*

Die Köpfchendrüsen sitzen auf einem mehrzelligen Stiel und gehen in ein durch Horizontal- und Vertikalwände mehrzelliges kugeliges bis elliptisches Köpfchen über. Eine Einsenkung dieser Drüsen in die Epidermis wurde nirgends beobachtet. Besonders zu erwähnen sind die Köpfchendrüsen von *Rigiostachys bracteata* Planch. Sie besitzen einen sehr langen, klein- und vielzelligen Stiel, der in einer gewissen Entfernung von der Epidermis rechtwinklig umgebogen ist, so daß dann das Drüschen der Blattfläche parallel läuft. Eine Abbildung gibt Solereder l. c. p. 208 (1899), wo jedoch die rechtwinklige Knickung nicht zum Ausdruck gebracht ist.

Diese Drüsen finden sich bei folgenden Gattungen:

Reichlich bei:	Spärlich bei:
Picramnia	*Simaba*
Suriana	*Simaruba*
Rigiostachys	*Soulamea*
Ailanthus (Köpfchen sehr groß)	*Hebonga*
Harrisonia	*Brucea*
Kirkia (fast stiellos, nur auf dem Grund der Kronblätter).	
Alvaradoa (nur am Blütenstiel).	

Schließlich sind noch die vielzelligen, großen Drüsenzotten zu erwähnen, die bei *Eurycoma* auf allen vegetativen Teilen sehr häufig sind und die bereits Solereder (l. c. p. 208) und Engler in Nat.-Pfl.-Fam III. 4. p. 217 bildlich dargestellt hat. Ähnliche nur etwas kleinere Drüsenzotten kommen am Blattstiel und besonders reichlich an den jüngeren Teilen der Infloreszenzachse von *Simaba salubris* und *glandulifera* vor. Schließlich finden sie sich noch bei *Picrasma* an den Blütenstielen und Blütenteilen.

Die Gattung *Picramnia* ist noch besonders wegen der verschiedenen Ausbildung der Trichome zu erwähnen. Auf dem Blatte finden sich die schon oben angeführten Köpfchendrüsen und die an der Basis verbreiterten geradlinig begrenzten abstehenden dickwandigen Haare. Auf den Kelchblättern kommen angedrückte, an der Basis stark zusammengezogene, oft fast zweiarmige schmälere Arme vor. Auf dem Fruchtknoten finden sich Köpfchendrüsen mit fast völlig geschwundenem Stiel; im Inneren des Fruchtknotens von *Picramnia quaternaria* wurden sehr lange einzellige Haare beobachtet, deren stark kutikularisierte Außenwand mit zahlreichen Leisten besetzt ist. Schließlich zeichnet sich *Picramnia pentandra* noch durch weitlumige, dünnwandige, einzellige, an der Spitze etwas verbreiterte und fast nicht kutikularisierte Haare in den Kelchbuchten aus, die wohl irgend eine sezernierende Funktion ausüben.

Verschleimung der Epidermis kommt bei den Simarubaceen häufig vor. Bei den Gattungen und Arten mit der Fläche nach geteilter Epidermis *(Soulamea, Castela* und *Klainedoxa)* sind nur die inneren Zellen verschleimt. Häufig ist die eine oder andere Epidermiszelle nicht verschleimt, während die benachbarten es sind. Unterseits ist die Verschleimung stets geringer als oberseits. Verschleimte Epidermiszellen wurden beobachtet bei:

Suriana (beiderseits sehr stark)
Mannia (gering)
Simaruba Tulae
,, *Berteroana*
,, *versicolor*
,, *officinalis*
Hannoa (ziemlich stark bei der ganzen Gattung)
Harrisonia ,, ,, ,, ,, ,, ,,
Simarupobsis ,, ,, ,, ,, ,, ,,
Odyendia ,, ,, ,, ,, ,, ,,
Hebonga ,, ,, ,, ,, ,, ,,
Alvaradoa ,, ,, ,, ,, ,, ,,
Picrasma ailanthoides, P. quassioides
Castela (beiderseits sehr stark)
Kirkia
Ailanthus glandulosa, A. excelsa u. *A. calycina;*

ferner bei allen Gattungen und Arten aus der Gruppe *Soulameae* und *Irvingieae.*

Allen nicht angeführten Gattungen bezw. Arten fehlt eine verschleimte Epidermis; die Verschleimung ist also nicht immer für ein und dieselbe Gattung konstant; die Gattungen bezw. Arten ohne Verschleimung sind: *Cadellia, Guilfoylia, Samadera, Simaba, Quassia, Eurycoma, Picrolemma, Picrasma antillarum, andamanica, nepalensis, Brucea, Rigiostachys* und *Picramnia.*

Bei *Castela* waren auch die Kelchblätter verschleimt, bei den Gattungen aus der Gruppe der Irvingieen finden sich im Mark, in der Rinde, in den Blattstielen, im Blatt, in der Infloreszenzachse und in den Blütenteilen bis in die Carpellwandung zahlreiche, meist große Schleimräume und Schleimzellen. Ähnlich verhält sich *Picrodendron.*

Das Mesophyll des Blattes ist meist typisch bifazial gebaut. Die Ausbildung des Palissaden- und Schwammparenchyms ist natürlich bei einer Familie, welche Vertreter in den Tropen und Subtropen der ganzen Welt aufweist, sehr mannigfaltig, wie aus der weiter unten folgenden Einzelbeschreibung ersichtlich ist.

Zentrischer Blattbau findet sich bei *Suriana* und *Castela,* subzentrischer bei *Harrisonia* und *Kirkia.*

Einen geschlossenen, homogenen Blattbau trifft man bei den Irvingieen, ähnlich bei *Picrodendron* und *Cadellia.* In diesem Fall ist, wie schon der Name homogener Blattbau besagt, eine Sonderung des Mesophylls im Palissaden- und Schwammparenchym nicht vorhanden. Das Mesophyll besteht aus palissadenartig gestreckten, die von der Ober- zur Unterseite stetig gleichmäßig an Größe abnehmen.

Das Palissadenparenchym ist ein- bis dreischichtig, meist ohne Querwände in den Zellen, nur die Gattungen *Soulamea, Amaroria* und sämtliche Arten aus der Gruppe der Irvingieen besitzen ein mehr oder minder stark quergeteiltes Palissadenparenchym. Fast völlig geschwunden und von großen Interzellularräumen durchsetzt ist es bei *Eurycoma*.

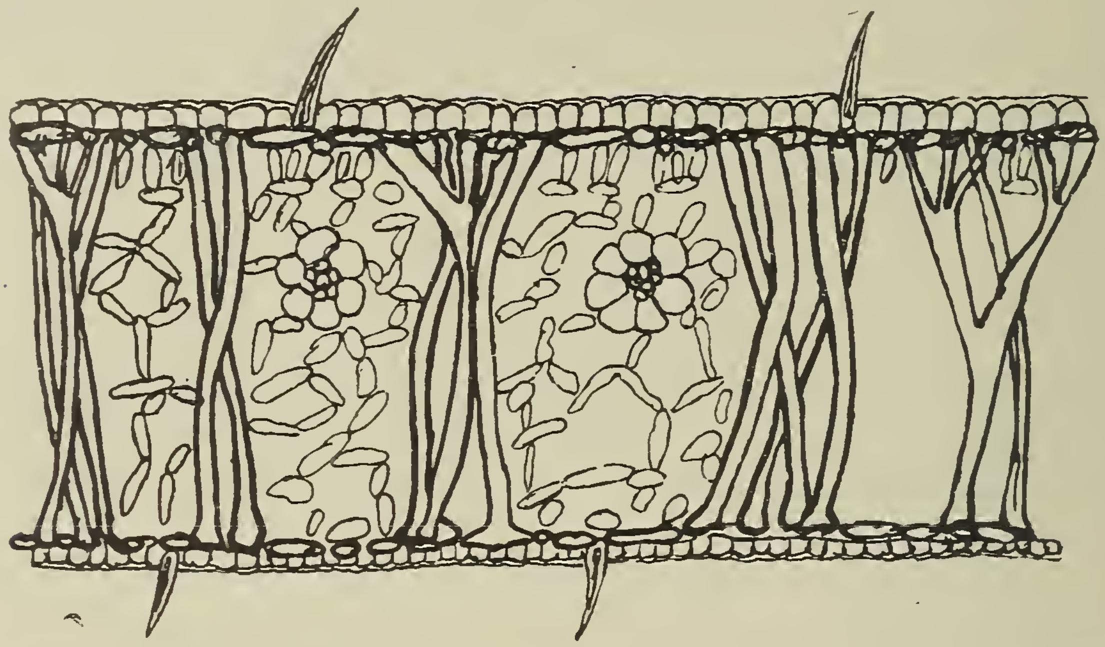


Fig. 3.

Schnitt durch das Blatt von *Simaba cuspidata*. Leitbündelscheide sehr weitlumig, Sklerenmchymzellen zu Bündeln vereinigt und stehend.

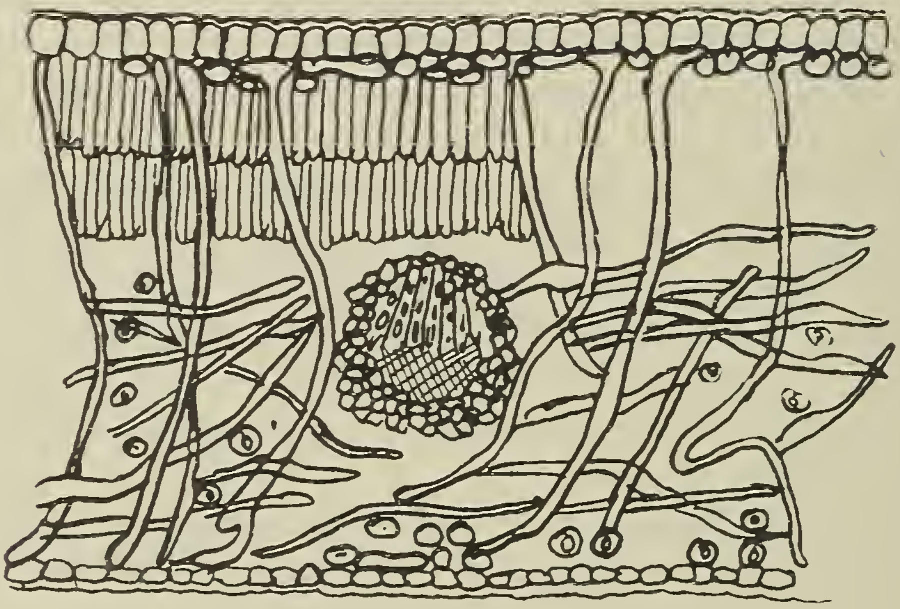


Fig. 3a.

Schnitt durch das Fiederblättchen *Simaba Majana* Cas. Die Sklerenchymzellen zum größten Teil im Schwammparenchym und liegend, die übrigen stehend.

Das Schwammparenchym ist meist ziemlich locker; fast hyphenartig erscheint es bei *Simaba, Simaruba, Simarubopsis* und ganz besonders bei *Eurycoma*. Der Blattfläche nach stark sternförmig verzweigte Schwammparenchymzellen kommen bei *Odyendia* und *Hannoa* vor, was den Blattquerschnitten ein charakteristisches Aussehen verleiht. Da man nämlich die sternförmigen Zellen und deren Fortsätze teils ihrer längsten Ausdehnung nach trifft, teils aber nur ihre Fortsätze quer durchschneidet, so sieht man im Querschnitt ein seitliches Wechsellagern übereinander geschichteter, parallel zur Blattfläche gestreckter, langer Zellen mit übereinander liegenden kleinen rundlichen Zellen — den quergeschnittenen Fortsätzen —, welche große Interzellularräume zwischeneinander lassen.

Im Mesophyll finden sich bei zahlreichen Gattungen und Arten dickwandige Sklerenchymfaser-Idioblasten. Ihre Form ist sehr verschieden, die Dicke der Wandungen schwankt innerhalb weiter Grenzen. Teils stehen sie aufrecht im Mesophyll, teils liegen sie fast wagerecht; in einzelnen Fällen sind sie fast wurmförmig hin- und hergebogen, so bei *Eurycoma*. Ganz auffallend weitlumig und dünnwandig kommen sie bei *Hannoa Schweinfurthii* vor. Inhalt wurde in dem oft sehr geringen Lumen nirgends beobachtet. Form, Lage und Verzweigung geben vielerlei Anhaltspunkte zur Erkennung einzelner Arten, daher werden die Sklerenchymfasern bei Beschreibung der Arten genauer geschildert werden. Zwischen die Wandungen der Epidermiszellen sich einschiebende spitze Äste der Sklerenchymfasern wurden nur bei *Simaba Warmingiana* beobachtet. Unter der Epidermis bilden die Sklerenchymzellen oft einen dichten Belag aus wirr durcheinander geflochtenen Zellen oder aus den sehr stark verbreiterten und T-förmig sich an die Epidermis anschmiegenden Enden der Idioblasten. Bei *Simaba trichilioides, Majana, Pohliana* wurden Sklerenchymzellen auch in den Kelchblättern gefunden, ferner kommen sie in den Hochblättern der Gattungen *Simaba* und *Simarubopsis* vor.

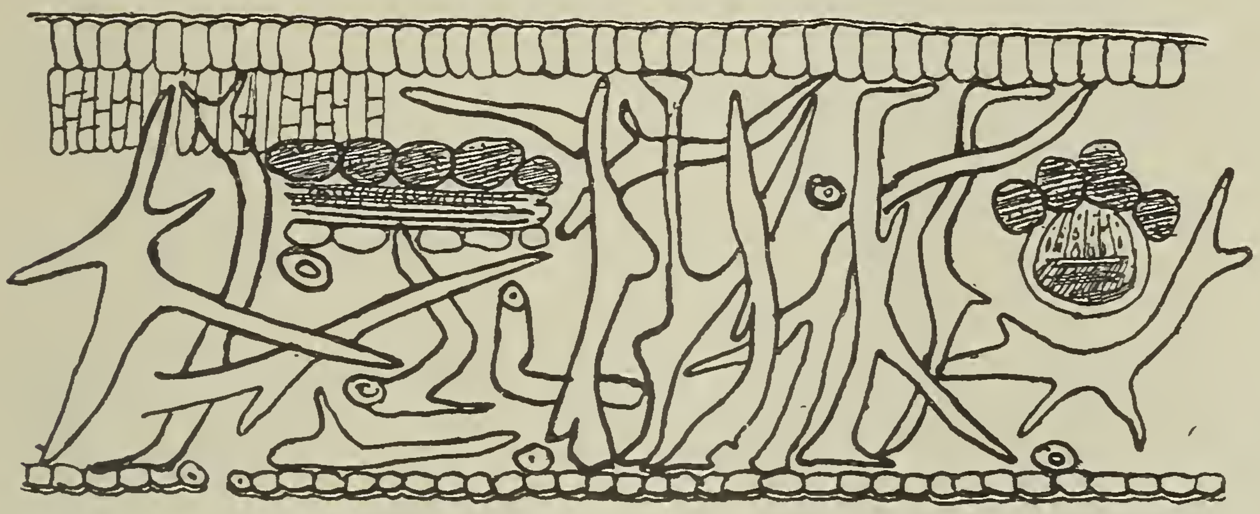


Fig. 4.

Schnitt durch das Blatt von *Simaruba laevis* Griseb. Nur die Sekretzellen über den Leitbündeln und die Sklerenchymzellen einzezeichnet, letztere zum größten Teil stehend, nur wenige annähernd wagrecht im Mesophyll liegend.

Sklerenchymzellen wurden festgestellt bei *Simaruba, Simaba, Hannoa, Perriera, Odyendia, Eurycoma, Quassia, Mannia, Hyp-*

tiandra (nach Jadin) und *Simarubopsis*. Ihr Vorkommen ist für die Gattung konstant.

Bei einigen anderen Gattungen, und hier nur bei den weiter unten aufgeführten Arten, zweigen von dem Hartbast der Leitbündel einzelne Sklerenchymzellen ab und enden blind im Mesophyll. Diese Sklerenchymfasern geben deutliche Holzreaktion und sind nicht immer leicht aufzufinden. Außer dem Vorhandensein dieser Sklerenchymfasern bei *Irvingia Oliveri* und *I. Barteri*, welche Jadin (4) (p. 294) beobachtet, deren Vorkommen van Tieghem (5) übersehen hat, ja sogar ganz mit Unrecht bestreitet, wurden Sklerenchymfasern noch bei folgenden Arten aufgefunden:

Samadera indica (selten und leicht zu übersehen)
Picrasma andamanica } (lang und ziemlich leicht
„ *javanica* } aufzufinden)
Picramnia Martiana (sehr spärlich)
Irvingia velutina }
„ *Griffonii* } (ziemlich klein)
„ *pauciflora* }
Irvingella Harmandiana }
„ *Smithii* } (immer leicht zu sehen,
„ *rubra* } da ziemlich kräftig)
„ *Oliveri* }

Desbordesia Soyauxii (vereinzelte, aber starke Sklerenchymfasern). Bei *Klainedoxa* konnten sie nicht aufgefunden werden. Während diese verholzten Sklerenchymfasern, wie aus der Zusammenstellung hervorgeht, bei den übrigen Simarubaceen ziemlich selten und klein sind, kommen sie bei den Irvingieen in kräftiger Ausbildung vor, scheinen also für diese Gruppe einigermaßen charakteristisch zu sein.

Von sekretorischen Elementen kommen den Simarubaceen Sekretzellen und Sekretgänge zu. Der ganzen Gruppe der Irvingieen fehlen beide, dafür finden sich in allen Teilen der vegetativen und reproduktiven Organe Schleimräume; außerdem in den Kronblättern große Schleimzellen. *Picrodendron* schließt sich hinsichtlich des Vorkommens von Schleim ganz an die Irvingieen an, sonstige sekretorische Elemente fehlen bei *Picrodendron*. Für *Perriera* gibt Courchet das Vorhandensein von Schleimgängen in Achse, Blattstiel und Blatt an. Courchet hat jedoch irrtümlicherweise Harzgänge für Schleimgänge angesehen. Damit sind auch Courchets Schlüsse über die Verwandtschaft von *Perriera* mit den Irvingieen hinfällig.

Die Sekretgänge kommen teils in Verbindung mit Sekretzellen, teils für sich allein vor.

Über ihre Verteilung ist folgendes zu sagen: Die Sekretgänge kommen in der Achse immer in nächster Nähe der Markkrone vor und zwar meist in größerer Zahl, etwa 5—14. Durch die Achse treten sie in den Blattstiel, in die Blattrhachis und in den Mittelnerv der Blätter oder Fiederblättchen ein; in selteneren Fällen kommen sie sogar noch in den Seitennerven und Venen der Fiederblättchen vor, wie bei *Simaba glabra, S. Warmingiana, Hannoa Schweinfurthii, Picrolemna Sprucei, Soulamea* und *Brucea antidyssenterica.* Bei den Arten mit markständigen Gefäßbündeln im Blattstiel sind auch diese markständigen Gefäßbündel mit Sekretgängen versehen, wenn sie sonst bei der Gattung überhaupt vorkommen, wie z. B. bei *Ailanthus.* Durch die Infloreszenzachse treten die Sekretgänge in die Blütenteile (Kelch, Krone und Karpellwandung) ein, oder sie enden dicht unterhalb der Blüte. Letzteres Verhalten wurde nur bei *Simaruba* festgestellt. In den Filamenten wurden nirgends Sekretgänge beobachtet. Im allgemeinen gilt, daß, wenn Sekretgänge z. B. im Blattstiel vorhanden sind, sie sich auch in anderen Teilen, etwa Achse und Infloreszenz, auffinden lassen. Eine Ausnahme macht nur *Hannoa chlorantha.* Bei dieser Art kommen im Blattstiel, Hauptnerv und in den Blütenteilen Sekretgänge vor, dagegen nicht in den älteren Teilen der Achse.

Der Inhalt der Sekretgänge ist brockig; er löst sich in Alkohol, Äther, Chloroform und in Alkalien; letztere Eigenschaft deutet auf Hydroxylgruppen; das Sekret ist höchstwahrscheinlich ein fett- oder harzartiger Körper oder vielleicht ein Gemisch beider.

Die Sekretzellen kommen nicht so zahlreich vor wie die Sekretgänge und sind bis heute zum Teil übersehen worden. Über ihre Verbreitung in den einzelnen Organen lagen keine Beobachtungen vor. Sie finden sich im Mark, in der primären Rinde, im Blatte und in den Blütenteilen, wo sie sich bis in die Filamente und ins Konnektiv verfolgen lassen, allerdings nicht bei allen Arten. Bei *Harrisonia* kommen die Sekretzellen sowohl in primärer wie in sekundärer Rinde vor. Im Blatte sind sie auf die nächste Umgebung der Leitbündel beschränkt, besonders deren Oberseite wie bei *Simaruba* und *Simaba Majana.* Hier sind die weitlumigen Zellen der Leidbündelscheide mit dem Sekret erfüllt, was sonst nirgends wieder beobachtet wurde. Regellos im ganzen Mesophyll kommen sie bei *Harrisonia, Hebonga* und *Ailanthus* v. T. vor. Gewisse Ailanthusarten besitzen am Grunde der Blättchen drüsige Zähne, deren Inneres voll von Sekretzellen ist, während sie im Mesophyll fehlen. Andere Arten, denen diese Drüsen abgehen, besitzen im Mesophyll Sekretzellen. Van Tieghem (12) will diese Merkmale benützen, um eine neue Einteilung der Gattung durchzuführen. Doch gelingt es manchmal, auch in einiger Entfernung von den drüsigen Zähnen noch vereinzelte Sekretzellen nachzuweisen, so daß mir dieser Einteilungsgrund als nicht genügend sicher erscheint. Gleichzeitig sucht van Tieghem den Namen *Ailanthus* durch den älteren Namen *Pongelion* zu ersetzen. Da dieser Name jedoch über 100 Jahre lang nicht beachtet wurde, erklärt ihn Engler (Pfl.-Fam. III. 4. p. 224) für verjährt. Wir folgen hier Engler.

Der Inhalt der Sekretzellen erscheint homogen und ist stark lichtbrechend. In heißem Alkohol löst er sich leicht, langsamer in Alkalien und ist wohl harziger Natur. Nur der Inhalt der Sekretzellen von *Harrisonia* erscheint etwas brockig und verschwindet fast momentan mit Alkalien; in diesen Sekretzellen bilden fettartige Bestandteile die Hauptmasse.

Das Vorkommen der Sekretzellen ist ziemlich beschränkt. Sie finden sich nur bei allen Arten der Gattungen *Simaruba, Harrisonia, Ailanthus, Hebonga* und vereinzelt bei *Simaba Majana.* Die Sekretgänge sind wesentlich weiter verbreitet. Sie wurden bei allen untersuchten Arten der Gattungen *Mannia, Simaruba, Simarubopsis, Simaba* sectio *Homalolepis, Odyendea, Hannoa, Perriera, Brucea, Picrella, Picrolemma, Picrasma* ausgenommen *P. anadamanica*), *Ailanthus, Soulamea, Amaroria* und *Hebonga* beobachtet. Die sekretorischen Elemente kommen demnach nur in der Unterfamilie der *Simaruboideae* vor. Den Gruppen der *Simarubinae* (ausgenommen *Samadera Quassia, Hyptiandra* und *Simaba* sectio *Aruba*) *Ailanthinae* und der Gattung *Hebonga* unter den *Soulameeae* kommen sowohl Sekretgänge wie Sekretzellen zu. Die *Manniinae, Picrasminae, Picroleminae* und die Soulameengattungen *Soulamea* und *Amaroria* besitzen nur Sekretgänge, die *Harrisoniinae* nur Sekretzellen. Die *Eurycominae, Castelinae* und *Kirkieae* sind ohne sekretorische Elemente in dieser Unterfamilie. Die *Surianoideae, Irvingioideae, Picramnioideae* und *Alvaradoideae* besitzen keinerlei sekretorische Elemente.

In der nun folgenden Tabelle wird noch einmal übersichtlich zusammengefaßt, was die vorstehenden Darlegungen über die sekretorischen Elemente enthalten. Die Sekretzellen sind durch z, die Sekretgänge durch g bezeichnet.

Name der Gattung oder Art	Achse	Inflorescenzachsen	Blattstiel Rhachis	Blattspreite	Blüte (Kelch u. Krone)
Suriana	—	—	—	—	—
Cadellia	—	—	—	—	—
Guilfolia	—	—	—	—	—
Mannia	g	g	g	g	g
Samadera	—	—	—	—	—
Hyptiandra	—	—	—	—	—
Simaruba	g z	g z	g z	g z	Kelch u. Krone
Simarubopsis	g	g	g		?
Simaba sectio *Aruba*	—	—	—	—	—
sectio *Homalolepis*	g	g	g	g	g Durch die Karpellwandung bis in die Integumente
Warmingiana glabra	g	g	g	g Bis in die Seitennerven	
Simaba Majana	g	g	g	z	—
Simaba salubris	—	—	—	—	—
Odyendia	g z	?	?	z	?
Quassia	—	—	—	—	—
Hannoa *Chlorantha*	—	g	g	g	g Kronblatt m. 1 3 Sekretgängen. Wände des Fruchtknotens mit Sekretgäng.
undulata	g	g	g	g	
Klaineana	g	g	g	g	
Schweinfurthii	g	g	g	g Bis in die Seitennerven und Venen	
Perriera	g	g	g	g	

Name der Gattung oder Art	Achse	Infloreszenzachsen	Blattstiel u. Rhachis	Blattspreite	Blüte (Kelch u. Krone)
Eurycoma	—	—	—	—	—
Harrisonia	z Mark Rinde	z	z	z	z Bis ins Konnektiv
Castela	—	—	—	—	
Holacantha	—	—	—	—	—
Brucea antidyssenterica	g	g	g	g Nicht im Hauptnerv; gelegentlich in d. Seitennerven	
Brucea mollis	g	g	g	g Bis in d. Seitennerven	
Brucea tenuifolia	g	g	g		
Picrella (nach Engl. u. Jadin)	z	z?	z?	z	
Picrolemma	g	g	g	g	g Sehr reichlich in d. kleinsten Venen
Rigiostachys	—	—	—	—	—
Picrasma javanica	g	g	g	g	g
Picrasma quassioides	g	g	g	g Bis in die Seitennerven	g
Picrasma antillarum					
Picrasma Tweedii					
Picrasma excelsa					
Picrasma ailanthoides	g	g	g	g	g
Picrasma nepalensis	g	g	?	—	?
Picrasma andamanica	g	—	—	—	—
Ailanthus Ec. Ailanthus[1]	g	g	g	z Nur in den drüsigen Blattzähnen	g Auch im Konnektiv sehr reichlich
Ailanthus Pongelion[1]	g	g	g	z Im ganzen Mesophyll, d. drüsig. Zähne fehl.	g z Bis ins Konnektiv
Soulamea	g	g	g	g Bis in die Seitennerv.	g In Einzahl üb. d. Mittelnerv
Amaroria	g	g	g		
Hebonga	g	g	g	g z	z Kelch u. Krone
Kirkia	—	—	—	—	—
Picramnia	—	—	—	—	—
Alvaradoa	—	—	—	—	—
Irvingieae	—	—	—	—	—
Picrodendron	—	—	—	—	—

Als Hauptresultat ergibt sich aus dem Studium der sekretorischen Elemente folgendes:

1. Die Gattung *Simaruba* ist durch den Besitz von Sekretzellen in der Achse, im Blattstiel und Blattspreite scharf von der Gattung *Simaba* getrennt. Eine geringfügige Ausnahme macht *Simaba Majana*, welche in den Blättchen einzelne Sekretzellen aufweist; in der Achse und in den Blattstielen kommen sie auch bei *Simaba Majana* nicht vor, so daß der anatomische Unterschied aufrecht erhalten werden kann.

2. Die Gattung *Simaba* ist nach dem Vorkommen oder Fehlen der Sekretgänge in die zwei Sektionen *Aruba* und *Homalo-*

---

[1] Diese Trennung hier nur im Interesse der leichteren Übersichtlichkeit der Tabelle beibehalten. Im übrigen siehe Seite 315.

lepsis aufzuteilen, die auch durch morphologische Unterschiede gestützt werden können. Bei *Simaba salubris* konnten in der sehr zerdrückten Achse und in den übrigen Teilen Sekretgänge nicht aufgefunden werden, sie gehört aber wegen der großen Blüten zweifellos zur sectio *Homalolepsis.* Vielleicht könnten an besserem Material auch hier die Sekretgänge nachgewiesen werden, wenigstens ist es nach den morphologischen Eigenschaften der *Simaba salubris* zu erwarten.

Ich gebe hier eine Übersicht über die Arten der einzelnen Sektionen:

Simaba

sectio: *Homalolepsis*	sectio: *Aruba*
Simaba Cedron	*Simaba cuspidata*
,, *ferruginea*	,, *guyanensis*
,, *trichilioides*	,, var. *foetida*
,, *glandulifera*	,, *nigrescens*
,, *glabra*	,, *obovata*
,, *Warmingiana*	,, *crustacea*
,, *suffruticosa*	
,, *subcymosa*	
,, *floribunda*	
,, *cuneata*	
,, *insignis*	
,, *salubris*	
,, *Majana*	
,, *Pohliana*	

Diese Einteilung entspricht nicht ganz der von Engler in den natürlichen Pflanzenfamilien gegebenen (III. 4. p. 213, 1897). Mit dem angeführten anatomischen Merkmal gehen folgende morphologische parallel: Die sectio *aruba* besitzt Filamente, deren Schuppen nur zum kleinsten Teil mit dem Filament verwachsen sind, bei der sectio *Homalepsis* sind die Schuppen mit den Filamenten auf mehr als $^2/_3$ ihrer Länge miteinander verwachsen. Bei den zur Gruppe *Aruba* gehörigen Arten finden sich nur kleine Blüten, deren Kelchblätter (sowie Kronblätter) mit kurzen, dünnwandigen, papillenartigen Haaren besetzt sind, was der Knospe das bekannte, matte Aussehen papillöser Außenflächen verleiht. Die Blüten der Sektion *Homalolepis* sind stets beträchtlich größer, mit langen sklerenchymatischen Haaren besetzt und durch Gerbstoff braungefärbt (in getrocknetem Zustande). Aus den angeführten Merkmalen scheint mir die oben gegebene Gliederung der Gattung *Simaba* in die zwei Sektionen *Aruba* und *Homalolepis* gerechtfertigt und natürlich zu sein. Die Ästivation von *Simaba* wird als klappig angegeben, auch von Engler in den Nat. Pflanz.-Fam. Sie ist jedoch gedreht. Damit fällt dieser Unterschied zwischen *Simaba* und *Simaruba*, da beide Gattungen gedrehte Knospenlage besitzen. Die geringen morphologischen Unterschiede zwischen den beiden Gattungen erfahren durch die anatomischen eine wesentliche Stütze.

Ich gebe hier eine Übersicht über die Unterschiede und Gleichheiten innerhalb der Gattungen *Simaba* und *Simaruba.*

	Geschlechtsverhältnisse	Sekretzellen	Sekretgänge	Verschleimung
Simaruba	eingeschlechtlich	vorhanden in Achse, Blattstiel, Blattspreite u. Blütenteilen	vorhanden, nicht bis in die Blüte	vorhanden (aber nicht allgemein)
Simaba sectio Aruba	hermaphrodit	—	—	—
Simaba sectio Homalolepis	hermaphrodit	— (ausgenommen *S. Majana*)	vorhanden, bis in d. Blütenteile. (Fehlen anscheinend bei *S. salubris.*)	—

Im Anschluß an die nähere Besprechung der Gattungen *Simaba* und *Simaruba* sei hier noch über die Zugehörigkeit der *Simaba obovata* Spr. zur Gattung *Simaba* sectio *Aruba* einiges bemerkt. Spruce beschrieb sie als *Simaba obovata,* und Engler betonte in Flora bras. XII. 2 ihre nahe Verwandtschaft mit *Simaba guyanensis* (Aubl.) Engl. In den Nat. Pfl.-Fam. (III. 4. p. 212) bringt er sie aber als *Simaruba obovata* (Spr.) Engl. und stellt sie zur Sektion *Eusimaruba.* Aus dem Fehlen der sekretorischen Elemente, der kleinen deutlich hermaphroditen Blüte und dem matten Aussehen der Knospe geht mit Sicherheit hervor, daß die in Rede stehende Art nur als *Simaba obovata* Spr. in der Sektion *Aruba* richtig untergebracht werden kann.

Kristalle kommen bei den Simarubaceen in vier verschiedenen Ausbildungsformen vor, nämlich als verschieden große Einzelkristalle, Drusen, Sphärite und Styloiden.

Hinsichtlich ihrer Verteilung in den einzelnen Organen herrschen mancherlei Unterschiede, wie aus folgender Übersicht hervorgeht.

I. Kristalldrusen. Drusen kommen am häufigsten vor. Ihre Größe ist sehr schwankend. Ganz auffallend große Drusen in entsprechend großen Zellen mit etwas dickeren Wänden, als sie den benachbarten Zellen zukommen, finden sich bei *Holacantha* in der Rinde der blattlosen Zweige. Ähnliche Kristallidioblasten kommen ferner noch bei *Castela* und *Picramnia* vor. Im Blatte sind bei einigen Gattungen zwei bestimmte durch Kristallreichtum ausgezeichnete Zellschichten im Querschnitt besonders hervortretend. Es ist dies nämlich eine dicht an die Zone der Sammelzellen grenzende Zellschicht und eine nahe der unteren Epidermis gelegene, meist die zweite von der unteren Epidermis aus. Diese beiden kristallführenden Schichten finden sich bei *Alvaradoa, Picramnia, Kirkia* und *Suriana.* Ähnlichen Verhältnissen begegnet man bei *Harrisonia, Samadera, Brucea* und *Hannoa Klaineana,* nur ist bei den letzteren Gattungen bezw. Arten die untere Kristallschicht viel stärker ausgeprägt als die obere.

Hinsichtlich des Vorkommens der Drusen im Palissadenparenchym kann man folgende zwei Fälle unterscheiden: 1) größere Drusen einzeln in den Zellen finden sich bei *Ailanthus, Kirkia, Castela, Samadera, Brucea* und *Picramnia*; 2) kleinere Drusen in Mehrzahl die Zellen ausfüllend kommen bei *Harrisonia, Soulamea, Amaroria, Picrasma antillarum* und *P. Excelsa* vor. In diesem letzteren Falle sind in den Zellen fast immer auch kleine Einzelkristalle vorhanden.

II. Einzelkristalle. Solche finden sich in größerer Anzahl vorzugsweise bei der Gruppe der Irvingieen. Meist sind sie nur in Begleitung des den Nerven benachbarten Gewebes vorhanden, aber in solcher Menge, daß die Nerven von der Fläche gesehen wie mit Kristallen gepflastert erscheinen. Im Mesophyll kommen sie ganz allgemein nur spärlich vor. Große Einzelkristalle im Mesophyll, wenn auch nicht häufig, wurden nur bei der Gattung *Picramnia* beobachtet. *Picrodendron* besitzt wie die Irvingieen in Begleitung der Nerven reichlich kleine Einzelkristalle.

III. Sphärite. Solche wurden nur im Mesophyll des Blattes von *Picramnia* und bei *Suriana* in der stark verschleimten Epidermis beobachtet. Die letzteren sphärokristallinischen Massen lösen sich langsam in Wasser auf und geben mit Chlorbaryum und mit oxalsaurem Ammon Niederschläge, was auf eine Verbindung von Kalzium mit Schwefel- oder Schleimsäure hindeutet. Darauf hat bereits Blenk (13) aufmerksam gemacht. Die Sphärite von *Picramnia* dürften aus zitronen- oder phosphorsaurem Kalk bestehen.

IV. Styloiden. Das Vorkommen von Styloiden ist auf die Gattung *Alvaradoa* beschränkt, was schon Solereder (l. c. 211) beobachtet hat.

Kristalle und zwar kleine Einzelkristalle in der unteren Epidermis wurden nur bei *Rigiostachys bracteata* beobachtet; auch das hat bereits Solereder (l. c. 208) erwähnt. Ferner kommen kleine Einzelkristalle in der beiderseitigen Epidermis von *Perriera* vor.

In den Köpfchendrüsen wurden nirgends Kristalle gefunden.

Durch Kristallarmut im Blatte zeichnen sich die Gattungen *Simaba, Simaruba, Hannoa, Odyendia, Picrolemma* und *Quassia* aus.

In den Blattstielen, in der Rinde und im Mark sind Einzelkristalle und Drusen bei allen Gattungen überall in größerer Anzahl vorhanden.

Für die Irvingieen sind als Charakteristikum die von van Tieghem sogenannten Kristarquezellen in der primären Rinde zu erwähnen. Es sind dies auf der Innenseite und den Radialwänden verdickte Zellen mit einem großen Einzelkristall im Innern; darauf hat bereits van Tieghem (5) hingewiesen.

Bei *Irvingella Smithii* und *I. Harmandia* wurde in der Achse in den großen Schleimräumen ein hesperidinähnlicher Körper, der in dendritenartiger Form auskristallisiert war, in reichlicher Menge gefunden. Bei der Aufhellung der Schnitte mit Kali- oder Javellescher Lauge fiel eine sehr intensive Gelbfärbung auf, welche veranlaßte, nach der Ursache dieser Färbung zu suchen. Schnitte, welche mit Alkohol behandelt waren, um einigermaßen durchsichtig zu sein, ließen bald den vermuteten Körper auffinden. Er löste sich mit intensiv gelber Farbe in Kalilauge. Kristallform (Dendriten) und das hohe Lichtbrechungsvermögen sprechen für eine hesperidinähnliche Substanz. Auch in den großen Schleimzellen der Kronblätter konnte dieser Körper reichlich beobachtet werden. Höchstwahrscheinlich ist er bei den Irvingieen weiter verbreitet, wegen des überaus spärlichen Materials mußte jedoch davon abgesehen werden, seine weitere Verbreitung festzustellen.

Bei *Picramnia* wurden in den meist tief braunrot gefärbten Früchten ein weiterer sphärokristallinischer Körper in beträchtlicher Menge aufgefunden. Er löste sich langsam in Wasser, in Alkohol mit gelber Farbe, in konz. Schwefelsäure mit roter Farbe. Die wässerige oder alkoholische Lösung färbte sich mit Alkalien rötlich, diese rötliche Farbe konnte durch verdünnte Säuren mit Ausnahme der Salpetersäure wieder in gelb umgewandelt werden. Nach einer gewissen Verdünnung blieb der Farbenumschlag aus. Die Auszüge waren stets frei von Gerbstoff. Mit Kali- oder Javellescher Lauge färbten sich die Kristallmassen tiefrot mit bläulichem Schimmer am Rande; Lösung trat nur in geringem Grade ein. Durch naszierendes Chlor — zu den in Javellescher Lauge liegenden Schnitten wurde Essigsäure gegeben — trat momentane Entfärbung der tiefroten Schnitte ein. Der Körper selbst hatte sich nicht gelöst, es dürfte sich bei der intensiven Oxydation ein Leukobase gebildet haben. Aus dem alkoholischen Auszug der Früchte kristallisierte er in sehr kleinen sphärokristallinischen Massen von hellrotbrauner Farbe aus. Diese Kristalle schmecken bitter. Ob sie der Körper allein sind, oder ob noch andere mitkristallisiert sind, wurde nicht weiter verfolgt. Wir wollen diesen sphärokristallinischen Körper Picramniin nennen.

In den Kronblättern kommen bei einigen Gattungen Kristalldrusen vor. Sie liegen immer in einer Schicht dicht unter der oberseitigen Epidermis. Die Zellen dieser Zone sind völlig mit Drusen ausgefüllt, während in den anderen Zellen die Drusen sehr selten sind. So verhalten sich die Gattungen *Simaruba, Castela, Rigiostachys.* Bei *Picramnia* finden sich die Drusen ohne bestimmte Anordnung reichlich in den Blütenteilen.

Gerbstoff ist im allgemeinen bei den Simarubaceen wenig verbreitet. In den Blättern bezw. Blättchen von *Suriana, Odyendia, Hannoa* und in der Parenchymscheide der Leitbündel von *Soulamea* kommt er ziemlich reichlich vor. Bei *Picramnia* ist er ebenfalls noch verhältnismäßig häufig in den Blättchen. Bei *Hannoa* wurden im Phloem Gerbstoffschläuche beobachtet. Sehr reichlich findet sich Gerbstoff in den Blumenblättern von *Simaba* sectio *Homalolepis.* Im Diskus und Gynophor, namentlich bei *Simaba* s. *Homalolepis,* kommen ebenfalls zahlreiche Gerbstoffschläuche vor, außerdem noch in den Blumenblättern von *Holacantha.* Bei den Irvingieen ist in den Blättern fast gar kein Gerbstoff vorhanden, in den Kronblättern fehlt er völlig.

Schließlich sei noch erwähnt, daß in der Schalenasche von *Odyendia gabunensis* 0,698 % Kupfer vorhanden ist (14).

Einige Simarubaceen besitzen im Blatte durchsichtige Punkte, die indes nie durch Öllücken verursacht werden, die ja bei allen Simarubaceen fehlen. Diese Punkte werden veranlaßt:

I. Durch große Kristalldrusen. Hierher gehören die durchsichtigen Punkte der Gattung *Picramnia*. Besonders schön sind sie bei *Picramnia Martiana* zu sehen.

II. Durch sehr große Interzellularräume in dem außerordentlich lockeren Schwammgewebe von *Picrasma andamanica*. Ganz ähnlich verhält sich die Gattung *Eurycoma*. Nur muß man hier das lederige dicke Blättchen etwas anschneiden, um die sehr zahlreichen durchscheinenden Punkte zu sehen.

III. Durch Sekretgänge. Die in den Nerven der Blättchen von *Hannoa Schweinfurthii* verlaufenden Sekretgänge scheinen als längere oder kürzere helle Linie durch. Schwieriger sind die Sekretgänge von *Picrolemma Sprucei* als durchscheinende Linien aufzufinden.

IV. Durch stark verschleimte Epidermiszellen. Hierher gehört nur *Suriana maritima*. Blenk (l. c. 294) hat diese durchscheinenden Punkte bereits genauer geschildert, daher hier auf seine Beobachtung verwiesen wird.

In die Seitennerven erster Ordnung tritt bei fast allen Gattungen ein ringsum durch Hartbast geschütztes kollaterales Leitbündel ein. Bei *Picrasma, Ailanthus, Suriana* und *Soulamea* vertritt dünnwandiges Kollenchym die Stelle des Hartbastes. Bei *Picrasma antillarum* und *P. excelsa,* ferner bei *Soulamea* und *Brucea* zweigen in die Seitennerven zwei Leitbündel ab, die einander die Xylemteile zukehren.

Randnerven mit sehr stark entwickelten Hartbastbelegen wurden nur bei den Irvingieen beobachtet.

Die Venen sind im allgemeinen eingebettet, d. h. allseits von Mesophyll umgeben. In der Regel besitzen sie nur unterseits einen Halbring schützenden Hartbastes. Nur bei *Picramnia* sind auch die Venen ringsum von Hartbast umgeben.

Durchgehende, beiderseits von Hartbastsicheln geschützte Venen kommen allen Irvingieen zu. Im Blattquerschnitt verlaufen sie von der Blattunterseite zur Blattoberseite spitzelförmig, dadurch treten sie noch ganz besonders deutlich hervor. Ähnlich verhält sich *Picrodendron.*

Viele Simarubaceen zeichnen sich durch eine sehr großzellige Gefäßbündelscheide aus, besonders an den Venen. Durch diese Scheide treten die Venen stark aus dem Mesophyll heraus. In deutlich großzelliger Ausbildung findet sich die Gefäßbündelscheide bei *Suriana, Simaba, Simaruba, Simarubopsis, Picrasma, Kirkia, Soulamea* und *Cadellia.* Meist fehlt den Scheidenzellen ein besonderer Inhalt. Nur bei *Soulamea* sind sie mit hellbraunem Gerbstoff erfüllt, so daß sie fast den Eindruck von Sekretzellen erwecken. Bei *Simaruba* sind die Zellen der Bündelscheide wirklich mit Sekret erfüllt. (Vgl. Fig. 4.)

Für einige Simarubaceen sind markständige Gefäßbündel im Blattstiel bekannt; so bei *Ailanthus*, *Quassia*, *Simaba*, *Simaruba*, *Samadera*, *Picrasma*, *Picrolemma*, *Soulamea*, *Hebonga* und *Amaroria*. Nach Decandolle (15) fehlen sie bei *Castela*, *Brucea* und *Picramnia*. Um das Material nach Möglichkeit zu schonen, wurde im allgemeinen unterlassen, der Verbreitung der markständigen Gefäßbündel weiter nachzugehen.

Einer etwas ausführlicheren Beschreibung bedürfen die drüsigen Flecke auf den Blättern und Hochblättern bei vielen Simarubaceen. Wir wollen sie extrabuptiale Nektarien nennen, ohne indessen damit über ihre Funktion etwas aussagen zu wollen. Betrachtet man z. B. ein Blatt von *Brucea tenuifolia* von der Unterseite, so fallen einem sofort eine Anzahl dunkelbrauner rundlicher Stellen in einer Entfernung von etwa 5 mm vom Blattrande auf. Diese rundlichen Flecke den Blattrand entlang liegen immer an einer Vene oder an der Kreuzungsstelle zweier bis mehrerer Venen. Häufig sind sie auch als linsen-, ellipsenförmige oder kreisrunde Einsenkungen ausgebildet, so bei *Simaba* und *Hannoa*. Sie kommen ober- und unterseits vor. Unterseits finden sie sich bei *Brucea*, *Picramnia*, *Alvaradoa*, *Harrisonia*, *Eurycoma*, oberseits bei *Simaba*, *Simaruba*, *Odyendia*, *Cadellia* und *Hannoa*, besonders stark ausgeprägt auf den Hochblättern von *Simarubopsis*, *Simaba*, *Pohliana* und *Simaba Majana*. Bei *Simaba*, *Simaruba*, *Mannia*, *Hannoa* und z. T. auch noch bei *Simarubopsis* finden sie sich an der Blattspitze rechts und links vom Mittelnerv 2—4 und an der Blattbasis ebenfalls in

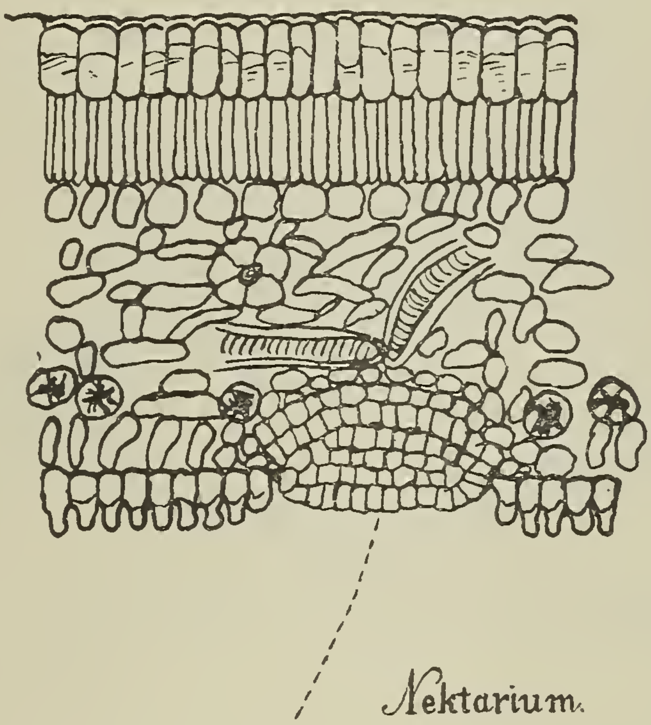


Fig. 5.

Schnitt durch das Blättchen von *Alvaradoa arborescens* Liebm. Einfachster Bau der Nektarien. (*Picramnia*, *Soulamea*, *Brucea*.)

gleicher Anzahl. Bei *Cadellia* kommen sie nur am Blattstiel vor. Schließlich kommen sie aber auch nur an der Spitze des Blattes vor wie bei *Mannia*. In diesem Falle ist das Blatt ganz plötzlich in eine vorgezogene Spitze verschmälert. Auf dieser Spitze, die dem großen elliptischen Blatt wie aufgesetzt erscheint, liegen die Nektarien in Mehrzahl. Meist ist die Spitze 3—4 mm lang, kielig gefaltet und sichelförmig nach unten gekrümmt. Wir wollen diese Spitze Drüsenspitze nennen in Anlehnung an den Begriff Träufelspitze. Etwas kleiner ist die Drüsenspitze von *Hannoa undulata*. Bei *Ailanthus* sind die Drüsen nur auf die Zähne der Blättchen beschränkt.

Diese extrafloralen Nektarien fehlen allen Irvingieen, ferner bei *Picrasma, Quassia, Hebonga, Kirkia, Rigiostachys* und *Castela*. Ihrer Struktur nach gehören diese Drüsen zu den sog. Eipithemdrüsen.

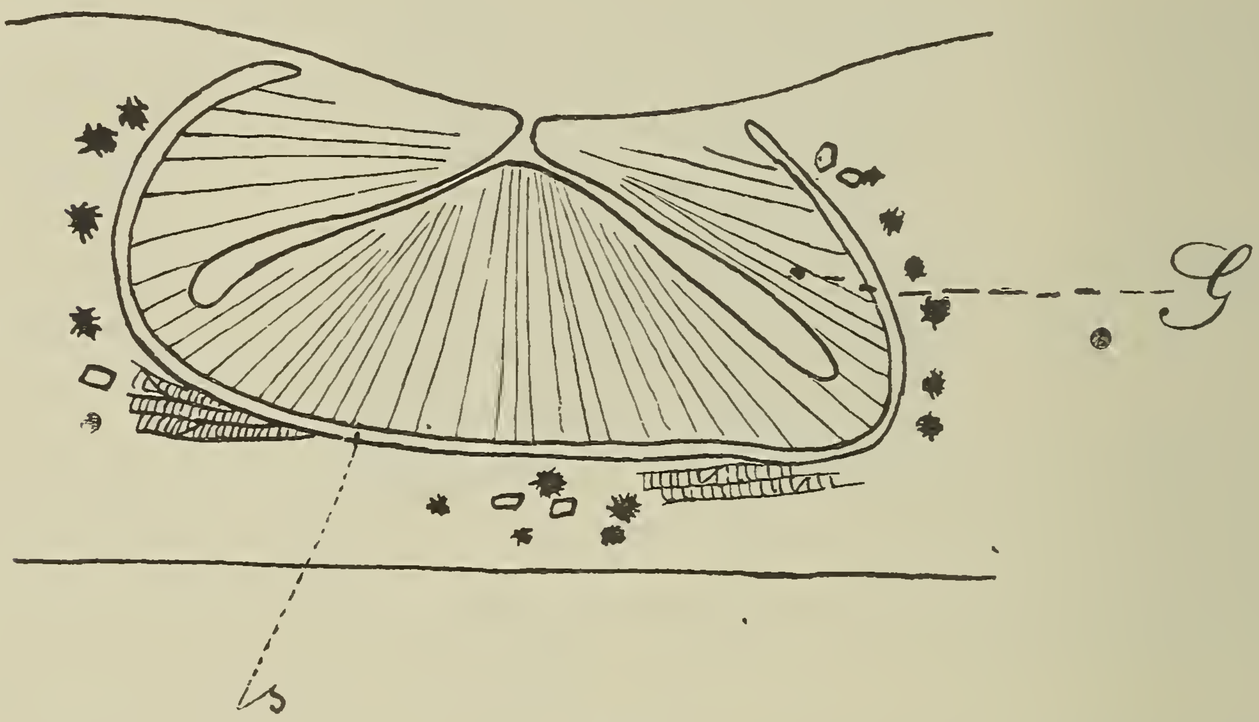


Fig. 6.
Schematisierter Schnitt durch das Nektarium von *Hannoa ferruginea*.
***s* Scheide, *G* sezernierendes Gewebe.**

Zur Beschreibung des anatomischen Baues gehen wir von den Drüsen auf den Hochblättern von *Simarubopsis* aus. Im Längsschnitt sehen wir eine etwas elliptische Gewebemasse ziemlich tief in das Hochblatt eingesenkt. Ringsherum ist eine Scheide ausgbildet, welche das Nektarium vom umliegenden Gewebe trennt. Das sezernierende Gewebe besteht aus langgestreckten, schmalen und dünnwandigen Zellen, welche zu 4—7 Ventrikeln vereinigt, ebenso viele Kanäle zwischen sich freilassen und in einem engen Kanal nach außen münden. An das Drüsengewebe tritt ein Leitbündel heran und umgibt es auf eine ziemliche Strecke. Zahlreiche Kristalldrusen rings um das Nektarium, die sonst im Hochblatt wie im Laubblatt fehlen, deuten auf einen regen Stoffumsatz. Genau so sind die Nektarien von *Simaba Majana* und *Pohliana* gebaut. Etwas einfacher die von *Hannoa, Mannia* und *Simaruba*, indem hier nur mehr höchstens vier

Ventrikel vorhanden sind. Schließlich bleibt nur noch das tief eingesenkte Nektarium ohne Ventrikel, wie bei den Arten der Gattung *Simaba* sectio *Aruba*. Wenn Sekretzellen vorkommen wie bei *Simaruba*, so ist das ganze Gewebe dicht um das Nektarium mit Sekretzellen angefüllt, so dicht, daß beim Anschneiden das Nektarium als weißer Fleck erscheint. In dem sezernierenden Gewebe selbst finden sich niemals Sekretzellen. Sekretgänge erfahren um die Drüse genau wie die Sekretzellen eine ganz beträchtliche Verbreiterung. In der Flächenansicht sieht man polygonale, dickwandige Zellen ohne sonst ein erwähnenswertes Merkmal. Spaltöffnungen fehlen stets.

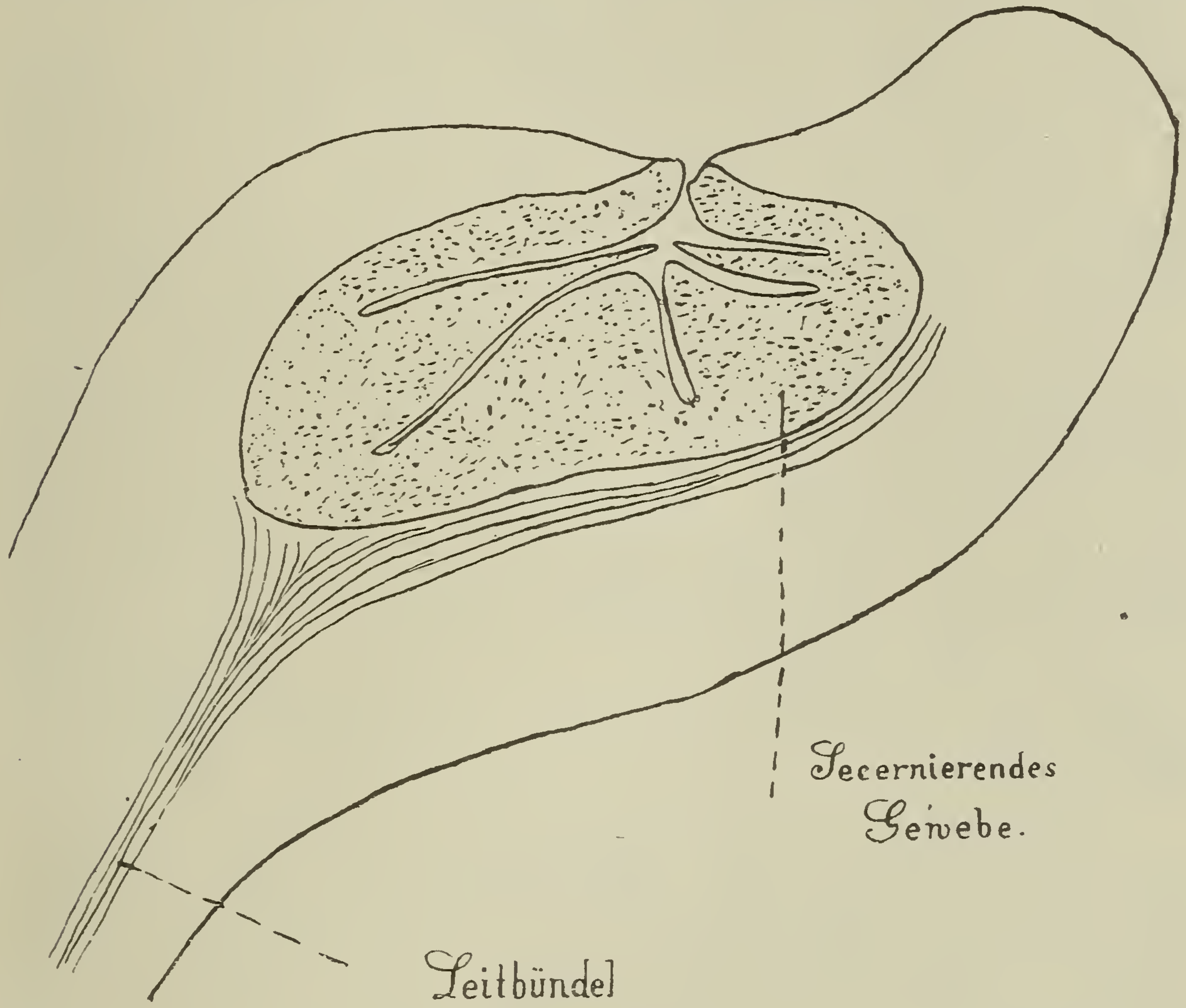


Fig. 7.
Längsschnitt durch die Bractee von *Simarubopsis Kerstingii* Engl.

Einfacher sind die Epithemdrüsen von *Picramnia, Brucea Alvaradoa* und *Soulamea* gebaut. Wir wollen den Bau der Drüsen von *Picramnia* schildern, da die der anderen Arten und Gattungen damit ziemlich übereinstimmen. Von der Fläche besehen erblickt man auf der unteren Epidermis einen Ringwulst schmaler Zellen, der sich etwas über das Niveau der unteren Epidermis erhebt. Rings um diesen meist einschichtigen Wall ordnen sich die Epidermiszellen in radialer Stellung an. Ihre Außenwände sind immer geradlinig begrenzt, auch dann, wenn die Epidermiszellen sonst zickzackförmig gebuchtet sind. In einiger Entfernung von dem Walle werden die Zellwände wieder buchtig. Innerhalb des Ringwalles befindet sich etwas eingesenkt das sezernierende Gewebe. Es besteht von der Fläche besehen aus dünnwandigen, polygonalen, geradlinig begrenzten kleinen Zellen ohne Spaltöffnungen oder Wasserspalten. Im Querschnitt erblickt man 5—6 Schichten dicht aneinander schließender palissadenartig gestreckter Zellen, die durch eine mehr oder minder deutliche Scheide gegen das Mesophyll abgegrenzt sind. Die Epidermis der Epithemdrüsen ist sehr dünnwandig, auch wenn die der umgebenden Zellen sehr dick ist. Durch diese modifizierte Epidermis wird das Sekret ausgeschieden. Eine Kutikula ist nicht immer deutlich erkennbar. Im Querschnitt betrachtet erscheint das ganze sezernierende Gewebe etwa als halbkreisartiger dichtiger Gewebekomplex in dem sonst lockeren Schwammparenchym gut abgegrenzt. Immer tritt ein Leitbündel an die Epithemdrüse heran. (Vgl. Fig. 5.)

Die sezernierenden Blattzähne von *Ailanthus* entsprechen dem einfacher gebauten Typus der Nektarien von *Simaba*. Die Ausscheidung erfolgt durch die Epidermis. Die Sekretzellen sind außerordentlich reichlich in dem drüsigen Gewebe vorhanden.

Für die Gattungen *Rigiostachys* und *Cadellia* hat Solereder (16) einen Obturator festgestellt, der auf eine rudimentäre Samenanlage zurückzuführen ist (l. c. p. 50). Baillon (17) hat bei *Picramnia* den Obturator beobachtet. Bei anderen Gattungen wurde bis jetzt ein weiteres Vorkommen von Obturatoren nicht beobachtet. Die Obturatoren von *Picramnia* haben, soweit Herbarmaterial den Schluß gestattet, mit umgebildeten Samenanlagen nichts zu tun. Sie stellen dicke Wülste dar, die sich über die Mikropyle legen, ja sogar noch in dieselbe eindringen. Die peripheren Zellen sind langgestreckt. Daß ein Leitbündel in den Obturator eintritt, wurde nicht beobachtet.

Schließlich seien noch zwei pathologische Vorkommnisse erwähnt. An *Picrasma antillarum* Urb. (Eggers, No. 381b; auch die Blüten völlig deformiert) fanden sich an der Unterseite der Blättchen große, wollige, braunrote Erhebungen, die sich als vielzelliges Erineum erwiesen. Aus der Epidermis war ein breites, vielzelliges Haar ausgewachsen, das sich an seinem Ende schirmförmig verbreiterte, also ein recht kräftiges vielzelliges Alnuserineum darstellte. Die Ausbildung des Blattgewebes wurde durch das Erineum nicht beeinflußt.

Bei *Castela Tweedii Pl. vardentata* Engl. kamen Emergenzen etwa den von *Populus* ähnlich zur Beobachtung. Das Blatt wies unregelmäßige Ausbuchtungen gegen die Oberseite auf; es waren dadurch Einsenkungen auf der Blattunterseite entstanden, die 3—4 mm im Durchmesser besaßen. Die Emergenzen, welche in diesen Einsenkungen saßen, waren sehr vielzellig und unregelmäßig gestaltet. Die Zellen besaßen etwas dickere Wandungen als die umgebenden Mesophyllzellen hatten. Die Verschleimung der Epidermis — sonst im Blatt von *Castela* sehr stark — war rings um die Emergenz nur recht gering vorhanden. Sonst wurde nichts Bemerkenswertes gefunden. Die Erreger der beiden Gallen sind Milben. Sie konnten bei beiden Pflanzen reichlich beobachtet werden.

Spezieller Teil.

Die hier befolgte Anordnung der Gattungen schließt sich an Englers Bearbeitung der Simarubaceen in den Nat. Pflanzenfamilien an. In dieser Darstellung führt Engler die vier afrikanischen Gattungen *Klainedoxa, Irvingia, Irvingella* und *Desbordesia* als Tribus der Irvingieen in der Unterfamilie der *Simaruboideae* auf. Da aber der Gruppe der Irvingieen durchgehende anatomische Merkmale zukommen und ebenso auch morphologische, schlage ich vor, die Gruppe der Irvingieen aus dem ihnen von Engler gegebenen Verband herauszunehmen und als besondere Unterfamilie der *Irvingioideae* zu behandeln. In der weiter unten folgenden Beschreibung der einzelnen Arten habe ich diese Unterfamilie an die *Simaruboideae* angereiht. Das Vorkommen der Stipulae bei den *Irvingioideae* kann allein nicht genügen, diese Gruppe als eigene Familie aufzustellen und von den Simarubaceen zu trennen, wie Jadin (4) und nach ihm van Tieghem (5) möchten, da ja auch *Cadellia* und die neuerdings von Solereder und Loesener (16) mit guten Gründen zu den Simarubaceen gezogene Gattung *Rigiostachys* ebenfalls Stipulae besitzen. Außerdem finden sich bei *Picrasma* deutliche Nebenblätter. Ihr Vorkommen erwähnt Engler (Nat. Pfl.-Fam.) nicht. Blume, Koorders und Bentham geben für *Picrasma* teils echte Stipulae an, teils bezeichnen sie die in Betracht kommenden Gebilde als folia stipulariformia. Ihrer Stellung nach an der Achse handelt es sich um echte Stipulae.

Die von Solereder und Loesener (16) vorgeschlagene Trennung der Gattung *Cadellia* in *Cadellia* und *Guilfoylia* ist hier beibehalten worden.

Die unhaltbaren Versuche Jadins (4), *Suriana* aus der Familie der Simarubaceen auszuschließen, hat bereits Solereder (16) gebührend zurückgewiesen. Jadin benutzt nämlich das Vorkommen gestielter Außendrüsen -- bei den anderen Gattungen hat er das häufige Vorkommen solcher Drüsen übersehen —, den isolateralen Blattbau und noch einige kleine anatomische Details (durchgehends biologische Merkmale), um seine Ansicht zu stützen. Auch die Gattung *Holacantha* möchte er auf ähnliche haltlose Ansichten hin ausschließen. *Holacantha* wird hier an demselben Platz gelassen, den ihr Engler angewiesen hat.

Picrodendron wird als mit den Irvingieen verwandt im Anschluß an diese besprochen, obwohl es durch den Mangel der Stipulae sich beträchtlich von den Irvingieen entfernt. Letzteres morphologische Merkmal hat Jadin ganz unbeachtet gelassen, er stellt *Picrodendron* lediglich der anatomischen Merkmale wegen zu den Irvingieen; allerdings dieses Mal mit einiger Berechtigung.

Kirkia glauca Engl. et Gilg (Baum, Kunene-Sambesi-Expedition No. 966) ist keine selbständige Art, sondern stellt eine Kombination eines sterilen Zweiges von *Sclerocarya birrea* Hochst. mit Früchten einer *Kirkia* dar; wahrscheinlich handelt es sich um die Früchte von *Kirkia acuminata* Ol.

Kirkia lentiscoides Engl. wurde auf Grund der morphologischen und anatomischen Verhältnisse in die Gattung *Harrisonia* versetzt, wo sie als *Harrisonia lentiscoides* (Engl.) Boas zu finden ist.

Nebenstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die der Familie zugezählten Gattungen, ihre Gruppierung und Artenzahl (mit Hinweis auf die Zahl der untersuchten Arten).

I. Unterfamilie: Surianoideae.

Surianeae.

Suriana maritima L. — Curtiss No. 666, 878,
Wullschlägel s. n., Westindien.

Blatt zentrisch gebaut. Beiderseitige Epidermiszellen groß, verschleimt mit glatten Außen- und geraden Seitenwänden. Palissadenparenchym beiderseits einschichtig, Schwammparenchym mit großen Drusen. Spaltöffnungen beiderseits, von nebenzellartigen Zellen umgeben. Seitennerven eingebettet, ohne Hartbast. Langgestielte Köpfchendrüsen und lange dickwandige, einzellige Haare beiderseits reichlich. Gerbstoff reichlich.

Cadellia petastylis F. von Mueller.

Epidermiszellen mit schwach gebuchteten Seitenwänden, glatter, sehr dicker Außenwand, nicht verschleimt. Mesophyll fast homogen, ca. achtschichtig. Seitennerven durchgehend, mit starkem Sklerenchymbelag, beiderseits kaum hervortretend. Vereinzelte kleine Drusen und Einzelkristalle. Ohne Trichome. Wenig Gerbstoff.

Guilfoylia monostylis F. von Mueller.
Bauerlein s. n., Neu-Südwales.

Epidermiszellen beiderseits mit schwach gebuchteten Seitenwänden, dünner gestrichelter Außenwand, nicht verschleimt. Palissadenparenchym einschichtig, dicht, kurz; Schwammparenchym locker, $^3/_4$ des Mesophylls ausfüllend. Seitennerven vom Palissadengewebe überdeckt, mit starkem Sklerenchymbelag. Fast ohne Kristalle. Ohne Trichome. Wenig Gerbstoff.

Rigiostachys.

Epidermiszellen klein, mit geraden Seidenwänden, nicht verschleimt. Spaltöffnungen nur unterseits. Palissadenparenchym einschichtig, Schwammparenchym locker. Seitennerven durchgehend, unterseits etwas hervortretend, beiderseits mit starkem Sklerenchymbelag. Vielzellige Köpfchendrüsen und dickwandige, einzellige Haare beiderseits. Einzelkristalle um die Nerven häufig. Wenig Gerbstoff.

Rigiostachys bracteata Planch.
Galeotti s. n.

Köpfchendrüsen mit rechtwinklig geknicktem Stiel. Zellen der unterseitigen Epidermis mit je einem Kristall.

	Zahl der bekannten Arten	Zahl der untersuchten Arten
A. *Surianoideae*		
I. 1. *Surianeae*		
Suriana L.	1	1
Cadellia F. Muell.	1	1
Guilfoylia F. Muell.	1	1
Rigiostachys Planch.	2	2
B. *Simaruboideae*		
II. *Simarubeae*		
2. *Manniinae*		
Mannia Hook. f.	1	1
3. *Simarubinae*		
Samadera Gärtn.	7	1
Hyptiandra Hook. f.	1	—
Simaruba Aubl.	8	7
Simarubopsis Engl.	1	1
Simaba Aubl.	22	20
Odyendea Engl.	2	2
Quassia Bl.	2	2
Hannoa Planch.	5	5
Perriera Courchet	1	1
4. *Eurycominae*		
Eurycoma Jack.	2	2
5. *Harrisoniinae*		
Harrisonia Juss.	5	4
III. *Picrasmineae*		
6. *Castelinae*		
Castela Turp.	12?	3
Holacantha A. Gray	1	1
7. *Picrasminae*		
Brucea J. S. Müll.	5	4
Picrasma Blume	8	6
Picrella H. Baill.	1	—
8. *Picrolemminae*		
Picrolemma Hook. f.	1	1
9. *Ailanthinae*		
Ailanthus Desf.	10	3
IV. 10. *Soulameae*		
Soulamea Lam.	8	4
Hebonga Radlk.	2	2
Amaroria A. Gray.	1	1
V. 11. *Kirkieae*		
Kirkia Oliv.	3	3
C. *Irvingioideae*		
VI. 12. *Irvingieae*		
Klainedoxa Pierre	12	5
Irvingia Hook. f.	13	4
Desbordesia Pierre	5	2
Irvingella Pierre	10	4
Picrodendron Planch.	1	1
D. *Picramnioideae*		
VII. 13. *Picramnieae*		
Picramnia Sw.	30	12
E. *Alvaradoideae*		
VIII. 14. *Alvaradoeae*		
Alvaradoa	4	3
	189	110

Rigiostachys connarioides Soler. et Loes.
Seler, n. 1638, Mexiko.

Köpfchendrüsen gerade. Haare zahlreicher und länger. Untere Epidermiszellen ohne Kristalle.

2. Unterfamilie: Simaruboideae.[1]

Manniinae.

Mannia africana Hook. f. Zenker n. 3306, Kamerun.

Oberseitige Epidermis mit geraden, fein getüpfelten Seitenwänden, verschleimt, unterseitige Epidermis mit fein gebuchteten Seitenwänden. Palissadenparenchym zweischichtig, dicht, schmal, Schwammparenchym locker, $^4/_5$ des Mesophylls einnehmend. Letzteres mit zahlreichen, schmalen, liegenden, dickwandigen und verzweigten Sklerenchymfasern. Seitennerven durchgehend, oberseits etwas eingedrückt, unterseits wenig hervortretend. Einzelkristalle nur um die Nerven reichlich.

Simarubinae.

Samadera indica Gaert. Herb. Wright n. 390, Ostindien.

Epidermiszellen beiderseits geradlinig begrenzt, glatt. Palissadenparenchym zweischichtig mit blasebalgartig gefalteten Zellen, Schwammparenchym locker, $^2/_3$ des Mesophylls einnehmend. Seitennerven mit starker Faserscheide, beiderseitig wenig hervortretend, von Palissadenparenchym überlagert. Fett in vielen Mesophyllzellen, kein Gerbstoff. Drusen im Palissadenparenchym reichlich.

Hyptiandra Bidwillii Hook f. (nach Jadin).

Oberseitige Epidermiszellen geradlinig begrenzt. Palissadenparenchym zweischichtig, Schwammparenchym mit sternförmig verzweigten Zellen. Mesophyll mit wagrechten, dickwandigen, wenig verzweigten Sklerenchymfasern. Unterseits einzellige Haare.

Simaruba.

Beiderseitige Epidermiszellen geradlinig begrenzt, hoch und mit vereinzelten, einzelligen Haaren. Eine Schicht sehr langer, dichter, quergeteilter Palissadenzellen. Schwammparenchym locker. Seitennerven stets von Palissadenzellen überlagert, nur unterseits mit Faserscheide, beiderseits nicht hervortretend. Die Sekretzellen, welche sich als sehr weitlumige Zellen der Bündelscheide darstellen, kommen nur an der Oberseite der Leitbündel vor. Mesophyll mit je nach der Art verschieden gestalteten Sklerenchymzellen. Kristalle selten, nur bei *S. laevis* Griseb. reichlich im Mesophyll. Venen mit großlumiger Leitbündelscheide, deren oberseitige Zellen als Sekretzellen funktionieren. Für die sekretorischen Elemente siehe Tabelle!

---

[1] Eine genauere Besprechung der sekretorischen Elemente wurde unterlassen, um unnötige Wiederholungen zu vermeiden. Siehe Tabelle p. 18 ff.

A. Ohne Papillen.

Simaruba Berteroana Kr. et Urb.

Bertero, Sto. Domingo.

Sklerenchymzellen das Mesophyll fast gerade durchsetzend, breit, dickwandig, mit kurzen Ästen, an der Epidermis sich sehr stark verbreiternd und einen fast geschlossenen Belag bildend. Die Spaltöffnungsnachbarzellen mit dünneren Seitenwänden als die entfernteren Epidermiszellen. Mesophyll mit einzelnen Drusen und ziemlich großen Einzelkristallen.

Simaruba Tulae Urb.

Sintenis n. 297, *plantae Portoricenses.*

Sklerenchymzellen zahlreich, schief im Mesophyll gelagert, unterhalb des Palissadenparenchyms besonders reichlich verzweigt, mit ziemlich weitem Lumen. Oberseitige Epidermis verschleimt.

Simaruba amara Aubl.

Eggers n. 7150, Barbados; Martius s. n. Brasilien.

Sklerenchymzellen ziemlich gerade das Mesophyll durchsetzend, im Schwammparenchym reichlich verzweigt, verhältnismäßig dünnwandig. Spaltöffnungsnachbarzellen wie bei *S. Berteroana.*

Simaruba laevis Griseb.

Wright n. 1159, 2187, Cuba.

Sklerenchymzellen zahlreich, dickwandig, stark verzweigt, unregelmäßig im Mesophyll gelagert. Sekretzellen größer und reichlicher als bei den vorausgehenden Arten. Große Einzelkristalle und Drusen reichlich, besonders im Schwammparenchym. Durch die beiden letzten Merkmale von allen anderen Arten gut unterschieden. Reichlich Gerbstoff, namentlich im Schwammparenchym. Vergl. Fig. 4.

B. Mit Papillen.

Simaruba officinalis Macf., *f. glabra* Kr. et Urb.

Curtiss n. 439, Florida.

Sklerenchymzellen, immer schief das Mesophyll durchsetzend, breit, dickwandig, hauptsächlich im Schwammparenchym verzweigt. Obere Epidermis verschleimt. Einzelkristalle und Drusen in Gruppen im Palissadenparenchym über den Nerven und Venen.

Simaruba versicolor St. Hil.

Martius s. n., Pohl s. n., Brasilien, O. Kuntze s. n., Bolivien.

Sklerenchymzellen kurz, gedrungen, reichlich, fast sternförmig verzweigt, stehend, die Epidermis nie erreichend. Beiderseitige Epidermis mit feingetüpfelten Außenwänden, stark verschleimt. Papillen lang, fingerartig, zumteil schief und an der Spitze miteinander verbunden, was der von der Fläche betrachteten Epidermis eine eigenartige Felderung verleiht.

Simaruba versicolor St. Hil. *f. angustifolia* Engl.

Martius, s. n., Brasilien.

Unterseite stark behaart.

Simaruba versicolor St. Hil. *f. pallida* Engl.

Riedel n. 2524, ex Engl. in Flor. Bras.

Unterseits fast kahl.

Simaruba opaca (Engl.) Radlk. in Hb. Monac. *S. amara* Aubl. var. *opaca* Engl.

Pohl s. n., Brasilien; Martius s. n., Brasilien.

Sklerenchymfasern stehend, dickwandig, reichlich verzweigt, beiderseits an der Epidermis sich T-förmig verbreiternd. Der Papillen wegen als besondere Art betrachtet.

Simarubopsis Kerstingii Engl.

Beiderseitige Epidermiszellen groß, verschleimt, fast geradlinig begrenzt mit schwach gestrichelter Außenwand. Untere Epidermis mit kurzen Papillen. Palissadenparenchym niedrig, einschichtig; Schwammparenchym außerordentlich locker, $^2/_3$ des Mesophylls einnehmend. Seitennerven durchgehend, nur unterseits etwas hervortretend. Sklerenchymfasern liegend, weitlumig, mit langen Ästen und ziemlich dünnen Wänden, selten von Epidermis zu Epidermis reichend. Beiderseits einzellige Haare mit glockig erweiterter Basis. Kristalle selten, ziemlich viel Gerbstoff. Ohne Sekretzellen. Bracteen mit großem, kugeligen Nektarium. Vgl. Fig. 7.

Ob diese neue Gattung aufrecht zu erhalten ist, oder ob sie vielleicht mit *Simaba* zu vereinigen ist, soll dahingestellt bleiben.

Simaba.

Epidermiszellen meist geradlinig begrenzt, ohne Verschleimung und ohne Papillen. Palissadenparenchym schwach ausgebildet, ein- bis zweischichtig. Schwammparenchym oft sehr locker (*S. cuspidata, floribunda, subcymosa*), gut $^4/_5$ des Mesophylls einnehmend. Sklerenchymfasern stehend, meist verzweigt, dickwandig, einzeln oder zu Bündeln vereint das Mesophyll durchsetzend, beiderseits unter der Epidermis zu einem dichten Gewebe verbunden, das nur um die Spaltöffnungen unterbrochen ist. Kristalle selten. Sekretzellen fehlen (Ausnahme *S. Majana* Cas.). Seitennerven mit Faserscheiden, teilweise durchgehend oder eingebettet, meist nicht über das Niveau der Epidermis hervortretend; manchmal sogar auf beiden etwas eingedrückt (*S. salubris, glandulifera, Pohliana* und *Majana*). Köpfchendrüsen vereinzelt, ebenso einzellige, dickwandige Haare; mehrzellige Haare bei *S. trichilioides, ferruginea* und *Majana*.

Das Vorhandensein oder Fehlen der Sekretgänge ermöglicht es, die vielen Arten in folgende zwei Sektionen zu verteilen.

A. Sectio *Aruba*. Ohne Sekretgänge. Blütenteile mit dünnwandigen, papillenähnlichen, vorne oft keulig erweiterten, meist besonders langen Haaren. Blüten klein, Knospen durch papillenähnliche Haare matt.

Simaba guyanensis Aubl.

Henschel n. 2897, Amazonas, Spruce n. 1128, Brasilien.

Beiderseitige Epidermiszellen ziemlich hoch, Außenwand mit kräftigen Kutikularleisten. Palissadenzellen einschichtig kurz; Schwammparenchym locker. Seitennerven nur unterseits mit Faserscheide, eingebettet. Sklerenchymzellen geradestehend, zu Bündeln vereinigt, wenig verzweigt, beiderseits an der Epidermis einen geschlossenen Belag bildend. Einzelkristalle nur in der Nähe der Nerven. Einzelne Sammelzellen und Schwammparenchymzellen voller Gerbstoff.

Simaba guyanensis Aubl. var. *Schomburgkiana* Engl.
(= *S. foetida* Spruce).

Spruce s. n., Brasilien.

Mit der vorigen völlig übereinstimmend.

Simaba cuspidata Spruce.

Spruce n. 1751, Amazonas.

Beiderseitige Epidermis mit wenig gebuchteten Seitenwänden und glatter Außenwand. Palissadenparenchym fast ganz reduziert. Schwammparenchym außerordentlich locker. Sklerenchymzellen geradlinig das Mesophyll durchsetzend, zu Bündeln vereinigt, unverzweigt, nur an der oberen Epidermis einen dichten Belag bildend. Seitennerven eingebettet, nicht hervortretend. Einzelkristalle nur in der Nähe der Nerven. Sehr kurze Haare beiderseits vereinzelt. Vergl. Fig. 3.

Simaba obovata Spruce (*Simaruba obovata* (Spruce) Engl.).

Spruce n. 3340. (Siehe Seite 319.)

Beiderseitige Epidermis mit geradlinig begrenzten Seitenwänden und gestrichelter Außenwand. Palissadenparenchym zweischichtig. Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen nicht zu Bündeln vereinigt, breit, dickwandig, hin- und hergebogen, mit kurzen stumpfen Ästen, keinen geschlossenen Belag an der Epidermis bildend, Seitennerven eingebettet.

Simaba crustacea Engl.

Riedel n. 1490, Matto Grosso.

Beiderseitige Epidermis mit wenig gebuchteten Seitenwänden und gestrichelter Außenwand. Palissadenparenchym zweischichtig, die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen nicht zu Bündeln vereinigt, mit kurzen Ästen, an der Epidermis stark erweitert. Seitennerven durchgehend, einzelne kurze einzellige Haare beiderseits.

B. Sectio *Homalolepis*. Sekretgänge in allen Teilen vorhanden (Ausnahme *S. salubris*). Blütenteile mit dickwandigen sklerenchymatischen Haaren. Blüten groß, Kronblätter mit viel Gerbstoff.

Simaba suffruticosa Engl.

Riedel n. 2471.

Beiderseitige Epidermis mit fast geradlinig begrenzten Seitenwänden und gestrichelter Außenwand. Epidermiszellen ziemlich hoch. Palissadenparenchym zweischichtig, $^1/_4$ des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen schmal, unverzweigt, hin- und hergebogen, zumteil wagrecht im Mesophyll liegend, zumteil ziemlich gerade dasselbe durchsetzend und beiderseits an der Epidermis zu einem dichten Belag vereinigt. Seitennerven eingebettet, unterseits hervortretend. Lange Haare unterseits.

Simaba ferruginea St. Hil.

Martius, s. n., Brasilien, n. 1729, Bahia.

Beiderseitige Epidermis geradlinig begrenzt, mit gestrichelter Außenwand und ziemlich hohen Zellen. Palissadenparenchym zweischichtig, fast die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym verhältnismäßig dicht. Sklerenchymzellen außerordentlich zahlreich, meist geradlinig das Mesophyll durchsetzend, fast unverzweigt, beiderseits einen dichten (an der oberen Epidermis sogar zweischichtigen Belag) bildend. Seitennerven durchgehend. Beiderseits lange, einzellige Haare mit glockiger Basis.

Simaba Cedron Planch.

Schomburgk n. 951, n. 955, Britisch-Guyana.

Beiderseitige Epidermis geradlinig begrenzt, Seitenwände fein getüpfelt. Palissadenparenchym einschichtig. Schwammparenchym ziemlich dicht. Sklerenchymzellen meist im Schwammparenchym parallel zur Blattfläche verlaufend, schmal, unverzweigt, nur wenige durch das Palissadenparenchym bis zur Epidermis vordringend und sich dort stark erweiternd. Seitennerven eingebettet. Das Blatt trägt vorne eine starke knotige Verdickung. In diesem Knötchen finden sich die zahlreichen Nektarien.

Simaba Warmingiana Engl.

Riedel n. 2637, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis fast geradlinig begrenzt, Außenwand stark gestrichelt. Palissadenparenchym zweischichtig, $^1/_2$ des Mesophylls einnehmend, Schwammparenchym locker, Sklerenchymzellen z. T. geradlinig das Mesophyll durchsetzend, unverzweigt und mit feinen Fortsätzen sich zwischen die Epidermis einschiebend, z. T. wagrecht im Mesophyll liegend. Seitennerven durchgehend, mit einem großen Sekretgang. Beiderseits lange, einzellige Haare.

Simaba glabra Engl.

Riedel n. 483, n. 484, Brasilien.

Wie *Warmingiana*. Palissadenparenchym mit einzelnen Kristalldrusen. Sklerenchymzellen ähnlich wie bei *Warmingiana*, aber an der Epidermis einen lückenlosen Belag bildend. Sekretgänge in den Seitennerven. Ohne Haare.

Simaba subcymosa St. Hil. et Tul.

E. Brunet s. n.

Beiderseitige Epidermis, mit wenig gebuchteten Seitenwänden. Palissadenparenchym einschichtig, kurz, Schwammparenchym sehr locker, $^5/_6$ des sehr mächtigen Mesophylls einnehmend, mit sternförmig verzweigten Zellen. Sklerenchymzellen einzeln und gerade das Mesophyll durchsetzend, unverzweigt, dickwandig, ohne einen geschlossenen Belag an der Epidermis zu bilden. Seitennerven tief ins Mesophyll versenkt.

Simaba cuneata St. Hil.

Riedel n. 1000, Rio de Janeiro.

Beiderseitige Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden. Palissadenparenchym zweischichtig, $^1/_3$ des Mesophylls einnehmend, Schwammparenchym ziemlich dicht. Sklerenchymzellen zu mehr oder minder deutlichen Bündeln vereinigt, vielfach verzweigt, dickwandig, meist geradlinig durch das Mesophyll gehend und an der Epidermis einen fast kontinuierlichen Belag bildend. Seitennerven eingebettet.

Simaba praecox Haßler.

Hassler n. 9497, Paraguay.

Beiderseitige Epidermis mit geraden Seiten- und glatten Außenwänden. Palissadenparenchym zweischichtig, die Hälfte des Mesophylls einnehmend, Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen meist gerade das Mesophyll durchsetzend, kräftig, wenig verzweigt, sehr zahlreich, beiderseits an der Epidermis einen geschlossenen Belag bildend. Seitennerven und stärkere Venen durchgehend. Beiderseits ein- bis mehrzellige Haare.

Simaba floribunda St. Hil.

Sello s. n., Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit wenig gebuchteten Seitenwänden und gestrichelter Außenwand. Palissadenparenchym zwei- bis dreischichtig. Schwammparenchym sehr locker, mit sternförmigen Zellen. Sklerenchymzellen unverzweigt, ziemlich gerade das Mesophyll durchsetzend, ohne an der Epidermis einen geschlossen Belag zu bilden. Seitennerven tief ins Mesophyll versenkt. Beiderseits einzelne, einzellige Haare.

Simaba glandulifera Gard.

Glaziou 6135, Rio de Janeiro.

Beiderseitige Epidermis mit geraden, großgetüpfelten Seitenwänden und glatter Außenwand. Palissadenparenchym einschichtig, niedrig, Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen sehr zahlreich, in jeder Richtung das Mesophyll durchsetzend, unverzweigt, dickwandig, einen fast kontinuierlichen Belag an der Epidermis bildend. Seitennerven eingebettet. Beiderseits einzelne, einzellige Haare.

Simaba salubris Engl.

Riedel n. 585, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit wenig gebuchteten Seitenwänden und glatter Außenwand. Palissadenparenchym einschichtig, locker, niedrig. Schwammparenchym sehr locker. Sklerenchymzellen in jeder Richtung das Mesophyll durchsetzend, dickwandig, unverzweigt. Seitennerven durchgehend. Wie es scheint, ohne Sekretgänge.

Simaba trichilioides St. Hil.

Pohl n. 2222, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit fast geraden Seitenwänden und glatter Außenwand. Palissadenparenchym einschichtig, ziemlich hoch, Schwammparenchym sehr locker. Sklerenchymzellen schmal, dickwandig, hin- und hergebogen, in jeder Richtung das Mesophyll durchsetzend. Seitennerven eingebettet, von Kollenchym überlagert. Beiderseits zahlreiche, mehrzellige, lange Haare und vereinzelte Köpfchendrüsen.

Simaba Majana Cas.

Riedel n. 999, Brasilien.

Epidermis und Palissadenparenchym wie bei *S. trichilioides* St. Hil. Schwammparenchym etwas dichter. Sklerenchymzellen schmal, ganz wie bei voriger Art. Seitennerven eingebettet. Beiderseits mehrzellige Haare. Venen von wenigen Sekretzellen begleitet. Vgl. Fig. 3a.

Simaba Pohliana Boas.¹)

Pohl s. n., Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit geradling begrenzten feingetüpfelten Seitenwänden. Palissadenparenchym zweischichtig,

---

¹) Im Herbarium monacense lagen unter der Bezeichnung *Simaba Majana* Cas. zwei Exemplare, eines aus der Sammlung Riedel (No. 999) und ein von Pohl in Brasilien gesammeltes (ohne No.). Das letztere bestand aus einem Blatte und einer isolierten Infloreszenz, während unter Riedel No. 999 eine Anzahl loser Blättchen und zwei kleinere, ebenfalls isolierte Infloreszenzäste vorlagen. Äußerlich war eine gewisse grobe Übereinstimmung nicht zu verkennen, so daß anfangs kein Grund vorhanden war, an der Zugehörigkeit der beiden Exemplare zur *Simaba Majana* Cas. zu zweifeln. Erst die anatomische Untersuchung ergab eine wesentliche Differenz zwischen den beiden Exemplaren; das Riedelsche wies nämlich in Begleitung der Nerven vereinzelte Sekretzellen auf, wie sie der nahestehenden Gattung *Simaruba* zukommen, dem Pohlschen Exemplare fehlten sie. In den Kronblättern konnten bei Riedel No. 999 Sekretgänge nicht gefunden werden, hingegen bei der Polschen Pflanze in 1—3-Zahl. Da das Riedelsche Exemplar nur aus losen Blättchen bestand, war die Vermutung gegeben, diese Blättchen gehören etwa einer Pflanze aus einer anderen Gattung (als *Simaba*) an und die Pohlsche Pflanze stelle die echte *Simaba Majana* Cas. dar. Die Untersuchung und Vergleichung reichlicheren Materials — ein ganzes Exemplar aus der Sammlung von Riedel, No. 999, sandte freundlichst Herr Direktor Fischer von Waldheim in Petersburg, und

stark entwickelt. Sklerenchymzellen nur zum kleinsten Teil mehr oder weniger gerade das Mesophyll durchsetzend; die größere Masse liegt annähernd wagrecht im Schwammparenchym, unverzweigt, schmal und sehr zahlreich. Ein geschlossener Belag an der Epidermis fehlt. Seitennerven tief eingebettet. Vereinzelte, einzellige Haare.

Odyendia.

Epidermis mit geraden Seitenwänden und glatter Außenwand. Hypoderm. Palissadenparenchym dicht, dreischichtig, $^1/_3$ des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym durch sehr stark sternförmig verzweigte Zellen ausgezeichnet. Seitennerven eingebettet, nur am Phloem mit Faserscheide. Stark verzweigte, meist stehende Sklerenchymzellen im Mesophyll. Ohne Trichome. Verhältnismäßig viel Gerbstoff. Betreff der sekretorischen Elemente siehe Tabelle.

Bruchstücke des Originales von Casaretto Herr Direktor Mattirolo in Turin — ergab jedoch, daß unter Riedel No. 999 die echte *Simaba Majana* vorliegt und daß das Pohlsche Exemplar zu Unrecht mit dem Riedelschen unter dem Namen *Simaba Majana* vereinigt worden war. Daher wurde das Pohlsche Exemplar von der *Simaba Majana* abgetrennt; weiter unten gebe ich die Diagnose dieser neuen Art. Da die Diagnose der *Simaba Majana* in Martius Flora Bras. XII. 2. p. 221 eine Kombination der Merkmale der beiden Arten darstellt, gebe ich sie gleichfalls weiter unten in entsprechend berichtigter Form und in engem Anschluß an Casarettos Diagnose. Vorher sollen aber die Unterschiede der beiden Arten noch einmal hervorgehoben werden.

Riedel No. 999: *Simaba Majana* Cas. Blättchen genau elliptisch oder länglich elliptisch, kurz aber deutlich zugespitzt, mit kleinem drüsigen Knötchen an der Spitze, am Grunde gleichseitig, rasch in das sehr kurze Stielchen zusammengezogen; Nerven oberseits etwas eingedrückt, unterseits deutlich vorspringend; Blättchen unterseits namentlich an den Nerven ziemlich dicht kurzhaarig. Blattrhachis und Spindel fast der ganzen Länge nach kurz behaart; Schuppe der Filamente zu $^3/_4$ mit letzteren verwachsen, freier Teil der Schuppe nur 3 mm lang; Fruchtknoten verkehrteiförmig, in das etwas unterhalb der Mitte mit einem Ringwulst versehene Gynophor verschmälert. Kronblätter kürzer (2 cm lang) und dicker als bei der Pohlschen Pflanze, ohne Sekretgänge. Blättchen in der Nähe der Venen mit vereinzelten Sekretzellen.

Pohl s. n.: *Simaba Pohliana* Boas nov. spec. Blättchen verkehrteiförmig, an der Spitze wie abgeschnitten und mit dickem, drüsigem Knötchen, Endblättchen mit aufgesetzter, kurzer Spitze; alle an der Basis deutlich ungleichseitig (mit der äußeren Hälfte als der größeren), allmählich in den sehr kurzen Stiel verschmälert; Nerven beiderseits gleichmäßig eingedrückt und das Blättchen nur an diesen spärlich behaart. Blattstiel und Rhachis kahl. Schuppe mit den Filamenten nur zur Hälfte verwachsen, freier Teil der Schuppe 6 mm lang. Fruchtknoten kugelig, scharf von dem 4 mm langen Gynophor (ohne Ringwulst) abgegrenzt. Kronblätter länger (2,5 cm), weniger dick und mit je 1—3 Sekretgängen. Blättchen wie sonst bei *Simaba* ohne Sekretzellen.

Nach diesen Angaben lasse ich die Diagnose folgen.

Simaba Pohliana Boas nov. spec. — Folia imparipinnata, magna, 4-juga, longe petiolata rhachi glabra; foliola lateralia ex obovato elliptica, apice obtusa, ut et terminale late obovatum truncatum nodulo crasso coronata, basi oblique cuneata, inaequilatera (latere exteriore majore), perbreviter petiolulata, margine integerrima subrevoluta, coriacea, cellulis secretoriis nullis, nervis lateralibus remotis utrinque manifeste impressis, reti venarum vix perceptibili, laevia, pallide viridia, glaberrima, nitida; inflorescentia maxima, folia aequantia ramis paucis oblique sursum curvatis, rhachique striatis dense ferrugineo-puberulis; flores fasciculati, fasciculis remotis breviter pedicellati, permagni, calyx cupuliformis,

Odyendia gabonensis Engl.

Zenker n. 3334, Bipinde.

Untere Epidermis mit kurzen Papillen. Sklerenchymzellen zum größten Teil gerade das Mesophyll durchsetzend, weniger zahlreich als bei der folgenden Art.

Odyendia Zimmermannii Engl.

Zimmermann, Herb. Amani n. 2621.

Ohne Papillen. Sklerenchymzellen mehr morgensternförmig verzweigt. In den untersten Schichten des Schwammparenchyms Krystalldrusen.

Quassia.

Epidermis nicht verschleimt. Schwammparenchym dicht; Palissadenparenchym einschichtig. Zahlreiche schiefliegende schmale, dickwandige, unverzweigte Sklerenchymzellen. Seitennerven mit Kollenchym durchgehend, etwas hervorspringend. Kristalle selten. Vereinzelte mehrzellige Haare.

---

lobis obtusis ferrugineo-tomentosis; petala longa, linearia, subcoriacea, utrinque sufferrugineo-hirsuta, ductibus resiniferis instructa; filamenta petalis paulo breviora, appendices staminum margine hirsutae, ad dimidiam partem filamentis adnatae (pars libera 6 mm longa); ovarium globosum, basi constricta gynophoro sulcato insidens, densissime sericeo-tomentosum; stylus filiformis, petala subaequans, inferne pilosus, superne glaber, purpureus.

Folia petiolo 14 cm longo incluso 45 cm longa, interjugis 4—7 cm longis; foliola lateralia cum petiolulo ad 2,5 cm longo 10,5—11 cm longa, 4,5 bis 5,5 cm lata, foliolum terminale petiolulo 2,5 cm longo adjecto 14 cm longum, 6,5 cm latum. Inflorescentia ad 50 cm longa, rami 25—30 cm longi, pedicelli 5 mm longi. Calyx 2 mm longus; petala 2,5 cm longa, 3 mm lata; filamenta ad 2 mm longa, eorum appendices 13 mm longae; ovarium diametro 1,5 mm; gynophorum 4 mm longum.

Legit Dr. Pohl in Brasilia.

Zum Vergleiche lasse ich hier noch die berichtigte Diagnose der *Simaba Majana* Cas. folgen.

Folia imparipinnata, multi (7—11-) — juga, longe petiolata, rhachi puberula; foliola elliptica, vel oblongo-elliptica, apice breviter abrupte acuminata, nodulo instructa, basi aequilatera, in petiolulum perbrevem contracta, margine integerrima revoluta, subcoriacea, cellulis secretoriis paucis instructa, nervis lateralibus supra impressis, subtus prominentibus, reti venarum vix perceptibili, laevia, nitida, subfusca, praesertim subtus minutim puberula; inflorescentia folia subaequantia, rhachi ferrugineo-pubescente striata, ramis confertis adscententibus teretibus rufescenti-holosericeis; flores conferti, bini ternive fasciculati, breviter pedicellati, magni; calyx cupuliformis, lobis obtusis ferrugineo-tomentosus; petala longa, crassa coriacea, linearia, utrinque breviter ferrugineo-pilosa, ductibus resinigeris nullis; stamina petala subaequantia, eorum appendices margine pilosae, fere tota longitudine filamentis adnatae (parte libera 3 mm longa); ovarium obovatum, in gynophorum sulcatum et media in parte annulo tumido cinctum attenuatum, dense ferrugineo-lanoso-tomentosum; stylus ut in *S. Pohliana.*

Folia petiolo 16 cm longo incluso 60 cm longa interjugis 3,5—6 cm longis; foliola cum petiolulo 2 mm longo 10—11 cm longa, 3,5—4 cm lata, foliolum terminale petiolulo vix 5 mm longo adjecto 8—8,5 cm longa, 4 cm lata. Inflorescentia 50 cm longa ramis 10—25 cm longis; pedicelli ad 4 mm longi. Calyx 2 mm longus, petala 2 cm longa, 3 mm lata, filamenta 15—18 mm longa, eorum appendices ca. 12 mm longae; ovarium diametro 1,5 mm; gynophorum 4 mm longum.

Quassia africana Baill.

Zenker n. 880, Bipinde.

Epidermis mit zickzackförmig gebuchteten Seitenwänden und glatter Außenwand. Sklerenchymzellen sehr reichlich.

Quassia amara L.

Martius, iter Brasil., Para.

Epidermis mit schwächer gebuchteten Wänden. Sklerenchymzellen etwas spärlicher.

Hannoa.

Epidermis mit unregelmäßigen Teilungen, verschleimt. Sklerenchymzellen sehr verschieden gestaltet. Seitennerven nicht hervortretend, nur bei *H. undulata* Pl. durchgehend. Gerbstoff reichlich, Kristalle selten. Sekretorische Elemente siehe Tabelle!

Hannoa chlorantha Engl. et Gilg.

Baum n. 674, Südwestafrika.

Epidermis mit geraden Rändern und gestrichelter Außenwand. Palissadenparenchym zwei- bis dreischichtig, fast die Hälfte des Mesophylls einnehmend; Schwammparenchym ziemlich dicht. Sklerenchymzellen gerade durch das Mesophyll gehend, kräftig, dickwandig und verzweigt.

Hannoa ferruginea Engl.

Conrau, n. 53, Kamerun.

Obere Epidermis mit geraden Seitenwänden, Verschleimung sehr stark. Palissadenparenchym einschichtig, niedrig. Schwammparenchym sehr locker. Sklerenchymzellen stark morgensternartig verzweigt, kürzer als bei der vorigen. Untere Epidermis mit wellig gebuchteten Seitenwänden.

Hannoa Klaineana Preuß et Engl.

Ledermann n. 6063, Kamerun.

Beiderseitige Epidermis mit geraden Seitenwänden, glatter Außenwand, stark verschleimt. Palissadenparenchym zweischichtig. Schwammparenchym aus sternförmig verzweigten Zellen bestehend. Sklerenchymzellen großlumig, dickwandig, mit wenigen derben Ästen. Spaltöffnungen oft in Reihen angeordnet und von wesentlich kleineren Zellen umgeben als die weiter entfernt liegenden Zellen sind. Nahe der unteren Epidermis eine Kristalldrusen führende Schicht.

Hannoa undulata (Guill. et Perr.) Planch.

Kersting n. 744.

Epidermis mit geraden Seitenwänden und gestrichelter Außenwand, ihre Zellen niedrig und schwach verschleimt. Palissadenparenchym zweischichtig, fast die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym ähnlich der vorigen. Kurze, weitlumige Sklerenchymzellen mit wenigen starken Ästen. In der knotig verdickten, drüsigen Blattspitze riesige, wenig verzweigte Sklerenchymzellen mit einfach getüpfelter Wand.

Hannoa Schweinfurthii Engl.

Schweinfurth n. 2898, Land der Niamniam.

Epidermis mit geraden Seitenwänden, sehr stark gestrichelter Außenwand und stark verschleimt. Palissadenparenchym zwei- bis dreischichtig, Schwammparenchym locker. Sklerenchymzellen von abenteuerlicher Gestalt, sehr dünnwandig, sehr großlumig, stark verzweigt. Trotz ihrer Größe sind diese Sklerenchymzellen in gebleichten Schnitten schwer zu erkennen, da ihre Wand dünner ist als die der Schwammparenchymzellen. Harzgänge bis in die Venen; auf dem getrockneten Blatt als Schwielen und erhabene Leisten mit bloßem Auge sichtbar.

Perriera Courchet.

Heckel, Madagascar.

Epidermiszellen mit geradlinig begrenzten Zellen und stark gestrichelter dicker Außenwand. Beiderseits zahlreiche Einzelkristalle in den Epidermiszellen. Hypoderm stark mit Gerbstoff erfüllt. Palissadenparenchym schwach entwickelt. Starke, vereinzelte, liegende Sklerenchymfasern. Seitennerven und Venen mit gerbstoffreicher Bündelscheide. Sekretgänge bis in die stärkeren Venen. Einzelne einzellige sklerenchymatische Haare.

Durch Sekretgänge, gerbstoffreiches Hypoderm und Kristalle in der Epidermis sehr gut charakterisiert. Ihren Anschluß findet *Perriera* infolge ihres Habitus und der anatomischen Merkmale am besten bei *Hannoa.* Courchets Versuche, sie entweder an die Irvingieen oder an *Picrasma* anzuschließen, sind haltlos, da dieser Anschluß auf Grund offenbarer Irrtümer geschieht.

Eurycominae.

Eurycoma.

Epidermiszellen niedrig, nicht verschleimt, mit buchtig gewellten Seitenwänden. Palissadenparenchym einschichtig, niedrig. Schwammparenchym fast das ganze Mesophyll einnehmend, auffallend locker. Sklerenchymfasern hyphenförmig, schmal, stark hin- und hergebogen und in jeder Richtung das Gewebe durchsetzend. Seitennerven eingebettet, nicht vorspringend. Besonders unterseits ein- bis mehrzellige Haare. Venen mit weitlumiger Scheide. Kristalle fehlen. Vielzellige Drüsenzotten an Blatt- und Blütenstielen.

Eurycoma longifolium Jack.

Herb. East India Company n. 1159.

Untere Epidermis mit langen Papillen und ziemlich langen Haaren. Palissadenparenchym noch als solches gut erkennbar. — Ein von Winkler (No. 3260) gesammeltes Exemplar ließ gerade noch Spuren von Papillen erkennen.

Eurycoma apiculatum A. W. Benn.

Kings Collector n. 3934, Perak.

Epidermis ohne Papillen. Palissadenparenchym sehr reduziert. Unterseits zahlreichere kürzere Haare.

Harrisoniinae.

Harrisonia.

Epidermis verschleimt, mit wenig gebuchteten Seitenwänden und gestrichelter Außenwand. Mesophyll mit Neigung zu zentrischem Bau. Seitennerven alle durchgehend, beiderseits mit starken Faserscheiden. Kristalldrusen nicht selten. Vielzellige, an der Basis glockige Haare und Köpfchendrüsen bei allen Arten. Sekretzellen in allen Teilen. Siehe Tabelle!

Harrisonia Bennettii (Planch.) Hook. f.

Loher n. 248, Philippinen.

Palissadenparenchym einschichtig, fast die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym ziemlich dicht. Drusen verhältnismäßig spärlich. Haare und Drüsen sehr reichlich.

Harrisonia Brownii Juss.

Merrill, s. n., Philippinen.

Palissadenparenchym wesentlich niedriger als bei der vorigen. Kristalldrusen im Schwammparenchym reichlich. Haare und Drusen spärlich.

Harrisonia abyssinica Oliv.

Holst n. 2019, Ostafrika, Stahlmann s. n., Bagamojo.

Palissadenparenchym einschichtig, fast die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Kleine Drusen namentlich im Palissadenparenchym reichlich vorhanden. Köpfchendrüsen mit sehr kurzem Stiel.

Harrisonia lentiscoides (Engl.) Boas.
(*Kirkia lentiscoides* Engl.)

Autunes, s. n., Huilla.

Epidermiszellen besonders niedrig und mit dicker Außenwand. Palissadenparenchym fast zweischichtig. Kristalle in der Nähe der Nerven. Haare und Köpfchendrüsen reichlich. Von Engler (Bot. Jahrb. 32, 124) als *Kirkia lentiscoides* beschrieben.

Castelinae.

Castela.

Epidermis vollkommen geradlinig begrenzt, Außenwand glatt. Epidermis mehrfach geteilt und sehr stark verschleimt. Mesophyll subzentrisch gebaut. Palissadenparenchym dreischichtig, gut die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Seitennerven eingebettet, auf der Unterseite vorspringend, mit starken Faserscheiden umgeben. Große Kristalldrusen reichlich. Über die Spaltöffnungen siehe weiter oben. Lange, z. T. sehr zahlreiche Haare unterseits.

Castela Nicholsonii Planch.

Wullschlägel, s. n., Antigua.

Verschleimung der unregelmäßig geteilten Epidermis sehr stark. Kristalle besonders um die Nerven. Kronblätter ohne geschlossene Kristallschicht unter der inneren Epidermis.

Castela salubris Boas nov. spec.[1])

Endlich n. 511, Seler n. 4865, Mexiko.

Verschleimung etwas geringer. Drusen reichlicher. Kronblatt mit geschlossener Kristallschicht unter der inneren Epidermis.

Castela Tweedii Planch. var dentata Engl.

Lorentz n. 511, Concepcion.

Verschleimung ähnlich der vorigen. Seitennerven wenig vorspringend, Spaltöffnungen daher nicht zu Gruppen zusammengedrängt wie bei den zwei vorausgehenden Arten. Fast ohne jedes Haar.

Holacantha Emoryi Gray.

Pringle s. n., Mexiko.

Blattlos. Unter der sechs- bis siebenschichtigen Fpidermis mit außerordentlich dicker Außenwand liegt ein drei- bis vierschichtiges Assimilationsgewebe. Eine drei- bis vierschichtige Kollenchymzone trennt es von dem unterbrochenen Bastring. Spaltöffnungen sehr tief eingesenkt. Im Assimilationsgewebe sehr große dickwandige Kristalldrusenzellen.

---

[1]) Ich gebe hier die Diagnose dieser neuen Art, *Castela salubris* Boas, nov. spec., vulgo *Bisbirinda* t. A. Endlich. — Frutex bimetralis, ligno ochroleuco amarissimo, ramis validis teretibus albide puberulis, ramulis confertis teretibus spinescentibus sub angulo recto divaricatis, spinis axillaribus folia fasculata hic illic fulcientibus parvis rectis tomentellis instructis; folia parva, fasciculata, brevipetiolata, oblongo-obovata, coriacea, rigida, apice obtusa, mucronulata, margine revoluta, nervo mediano subtus prominulo, reti venarum vix prominente, supra pallide viridia, nitida, praeter nervum medianum basi pubescentem glabra, subtus pilis densis incurvatis cano-tomentellis obsita; flores dioeci (?), parvi, rubri, plerumque bini ternive glomerulati, pedunculo brevi glabro; calyx perparvus, margine ciliatus, persistens, petala 4 crassa, carnosa, in aestivatione conduplicata, dorso carinata, inde quadriqueta pilis paucis obsita; filamenta esquamata, basi hirsuta; carpidia 4 a lateribus compressa, dorso convexo, subtrigona, glabra; fructus maturus drupaceus, compressus, sarcocarpio nitido rubro, putamine lenticulari scrobiculato; semen testa ochroleuca valde amarum.

Rami 5—7 mm crassi; folia 1—1,2 cm longa, 2,5—3 mm lata; pedunculus fructiger 2—3 mm longus. Calyx 0,5 mm longus; petala 1,5 mm longa. Fructus ca. 5 mm crassus, diametro 1—1,2 cm.

Hab. id Mexiko ad Tecomavaca distr. Teotitlan del Camino prov. Oaxaca in silvis aridis Caec. et Ed. Seler n. 4865 m. Dec. 1906 fl.; San Miguel, Tamaulipas R. Endlich n. 511 m. Apr. 1904, fr.

Diese Art ist durch die rechtwinklig abstehenden Zweige und die in der Knospenlage 4 schneidigen Blüten ausgezeichnet. Nach einer handschriftlichen Notiz R. Endlichs wird die Bisbirindarinde als Ersatz für Chinin geschätzt, besonders weil bei ihrer Benützung gastrische Störungen und Ohrensausen ausbleiben.

Picrasminae.

Brucea.

Epidermis mit geraden Seitenwänden und gestrichelter dicker Außenwand. Palissadenparenchym ein- bis zweischichtig, Schwammparenchym locker. Seitennerven durchgehend. Zahlreiche große Drusen im Mesophyll. Mehrzellige an der Basis glockig erweiterte Haare vorhanden, ebenso Köpfchendrüsen. Sekretgänge vorhanden.

Brucea antidyssenterica Lam.

Schimper n. 234, Abyssinien.

Innen- und Außenwand der Epidermis stark kollenchymatisch verdickt. Palissadenparenchym mit normalen, dünnen Wänden und zahlreichen großen Drusen. Schwammparenchym mit etwas sternförmig verzweigten Zellen, deren Wandungen stark kollenchymatisch verdickt sind. Die an die untere Epidermis anstoßenden Zellen wieder dünnwandig. Haare reichlich.

Brucea summatrana Roxb.

Loher n. 5142, Philippinen.

Epidermis ähnlich verdickt. Palissadenparenchym einschichtig, niedrig; Schwammparenchym mit sternförmigen, nicht dickwandigen Zellen. Kristalldrusen sehr zahlreich, namentlich im Palissadenparenchym. Haare und Köpfchendrüsen sehr zahlreich.

Brucea mollis Wall.

Loher n. 244, Philippinen.

Epidermis nicht verdickt. Palissadenparenchym einschichtig, niedrig. Fast ohne Kristalldrusen und fast ohne jede Behaarung.

Brucea tennifolia Engl.

Holst n. 4222, Usambara.

Epidermis nicht verdickt. Palissadenparenchym einschichtig, locker; Schwammparenchym locker. Fast ohne Kristalldrusen. Haare fehlen.

Picrasma.

Epidermis mit zickzackförmig gebuchteten Seitenwänden und meist glatter Außenwand. Palissadenparenchym 1—2schichtig, Schwammparenchym sehr locker. Seitennerven durchgehend, von den Venen treten einzelne Sklerenchymzellen in das Mesophyll hinein. Kleine Drusen z. T. häufig. Vereinzelte mehrzellige Haare und große Köpfchendrüsen vorhanden. Sekretgänge fast überall vorhanden. Siehe Tabelle! Auf Grund der anatomischen Eigenschaften schlage ich folgende Gruppierung der Arten vor:

A. Epidermis verschleimt. Seitennerven ohne Faserscheide.

Picrasma ailanthoides (Bunge) Planch.

Maximoviz s. n., Japan.

Epidermis der Oberseite mit fast geraden Seitenwänden. Palissadenparenchym 2schichtig; Schwammparenchym verhältnismäßig dicht. Kleine, spärliche Drusen im Palissadenparenchym. Haare selten.

Picrasma quassioides (Ham.) Benn.

Herb. Hook. f.

Epidermis ähnlich. Palissadenparenchym 2schichtig, locker; Schwammparenchym locker. Haare und Köpfendrüsen an den Nerven reichlich. Kristalle sehr spärlich.

B. Epidermis nicht verschleimt. Seitennerven mit Faserscheide. Palissadenparenchym mit zahlreichen kleinen Drusen und Einzelkrystallen.

Picrasma antillana Urb.

Eggers n. 7313, Barbados, n. 381b.

Picrasma excelsa Planch.

Wullschlägel s. n., Antigua; A. Swartz s. n., Jamaica.

Diese beiden Arten besitzen einen nennenswerten anatomischen Unterschied nicht.

C. Epidermis nicht verschleimt. Palissadenparenchym einschichtig, mit nur sehr seltenen, kleinen Drusen. Faserscheide vorhanden.

Picrasma andamanica Kurz.

S. Kurz, s. n. Andamanen.

Mesophyll sehr locker, von den Venen zweigen einzelne Sklerenchymfasern ab. Ähnlich verhält sich *Picrasma javanica* Bl., M. Strong Clemens n. 536, Mindanao.

Picrasma nepalensis.

Hb. East Ind. Comp. n. 1165, Ostbengalen.

Mesophyll etwas dichter. Sekretgänge fehlen, ebenso die ins Mesophyll eindringenden Sklerenchymfasern.

Picrella trifoliata H. Baill. (Nach Jadin).

Epidermis mit geraden Seitenwänden, nicht verschleimt. Palissadenparenchym 2schichtig, mit blasebalgartig gefalteten Wänden. Kristalle reichlich vorhanden. Sekretzellen in der zweiten Schicht des Palissadenparenchyms.

Picrolemninae.

Picrolemma Sprucei Hook. f.

Martius, Brasilien.

Epidermis mit fast geraden, feingetüpfelten Seitenwänden und glatter Außenwand. Palissadenparenchym einschichtig, sehr niedrig. Schwammparenchym ziemlich dicht. Seitennerven durchgehend, stark vorspringend, Sekretgänge bis in die Venen. Kristalle und Trichome fehlen.

Ailanthinae.

Ailanthus.

Epidermis mit geraden Seitenwänden, verschleimt, mit Ausnahme von *Ailanthus grandis* Prain, welcher Hypoderm besitzt.

Palissadenparenchym 1—2schichtig, $^1/_2$ des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym ziemlich dicht. Seitennerven und stärkere Venen durchgehend, nur durch dünnwandiges Kollenchym geschützt; Ausnahme *Ailanthus grandis* Prain. Lange einzellige Haare und vereinzelte Köpfchendrüsen vorhanden. Sekretgänge und Sekretzellen vorhanden. Siehe die Tabelle!

Ailanthus glandulosa Desfont.

Hausmann, Bozen; Hort. monac.

Außenwand der Epidermis stark gestrichelt. Palissadenparenchym einschichtig. In der Nähe der Nerven zahlreiche Kristalldrusen. Die drüsigen Blattzähne schon weiter oben besprochen.

Ailanthus Wigthii v. Tiegh.

Hb. Wigth n. 389; Hb. Hort. Calcutt.

Außenwand der Epidermis fast glatt, oberseits einzelne Spaltöffnungen. Palissadenparenchym einschichtig. Zahlreiche Sekretzellen im Mesophyll. Drusen reichlich. Haare und Köpfchendrüsen zahlreich.

Ailanthus grandis Prain.

Prains Coll., Sikkim.

Außenwand der Epidermis glatt. Palissadenparenchym 2schichtig; Schwammparenchym etwas lockerer als bei den 2 vorigen Arten. Sekretzellen und kleine Drusen reichlich. Haare spärlich.

Soulameae.

Soulamea.

Beiderseitige Epidermis geradlinig begrenzt, unregelmäßig geteilt und verschleimt. Palissadenparenchym kräftig entwickelt, vielfach quergeteilt. Schwammparenchym locker. Seitennerven durchgehend, ohne Hartbast, nur durch Kollenchym geschützt und mit weitlumigen, gerbstoffhaltigen Scheiden umgeben. Kristalle selten. Sekretzellen nur bei *Hebonga* vorhanden. Einzelne mehrzellige, oft schwach zweiarmige Haare und Köpfchendrüsen vorhanden. Seitennerven vorspringend, Spaltöffnungen zu Gruppen vereinigt.

Soulamea amara Lam.

Bamler, n. 68, Kaiser-Wilhelmsland.

Palissadenparenchym 2schichtig. Seitennerven wenig vorspringend.

Soulamea fraxinifolia Brong. et Gris.

Schlechter n. 14876, Neukaledonien.

Palissadenparenchym 3—4 mal quergeteilt. Seitennerven tsark vorspringend.

Soulamea Pancheri Brong. et Gris.

Schlechter n. 15173, Neukaledonien.

Palissadenparenchym 3—4 mal quergeteilt. Seitennerven sehr stark vorspringend und verhältnismäßig stark behaart. Leitbündelscheide sehr großzellig. Kleine Drusen im Palissadenparenchym.

Soulamea Muelleri Brong. et Gris.
(= *Picrocardia resinosa* Radlk.)

Le Boucher, s. n., Deplanche n. 278, Neukaledonien.

Palissadenparenchym 3—4 mal quergeteilt. Leitbündelscheide sehr groß, besonders hier mit hellbraunem Gerbstoff erfüllt. Größere Einzelkristalle und kleine Drusen nur bei dieser Art verhältnismäßig reichlich. Siehe auch Seite 7. Es ist nicht völlig sicher, ob die beiden zu einer einwandfreien Bestimmung nicht genügenden Materialien zusammengehören.

Hebonga Radlk. nov. gen.[1])

Beiderseitige Epidermis geradlinig begrenzt, einfach, verschleimt. Untere Epidermis papillös. Palissadenparenchym 2schich-

---

[1]) Herr Geheimrat Prof. Dr. Radlkofer überließ mir liebenswürdigst die Diagnose und Beschreibung dieser neuen Gattung zur vorläufigen Publikation. Folgendes sind die Charaktere der neuen Gattung *Hebonga* Radlk. Vgl. Philip. Jour. of Sc. Vol. VI. No 6. Dez. 1911. p. 365—67.

Hebonga Radlk., Simarubacearum gen. nov. — *Aglaja* spec. Merrill in sched. et in Diction. Plant Names Philippine Islands (1903) p. 66. — Vulgo *Hebóng* in lingua Mangyane A. Merrill in sched. et l. c.

Flores unisexuales, dioeci? (masculi tantum visi), parvuli. Calix minutus, profunde (4-) 5-partitus, partibus deltoideis patulis vix ima basi subimbricatis puberulis glandulisque raris capitatis breviter stipitatis adspersa, intus glabris, cellulis resinigeris parce persitis. Petala (4-) 5, calyce pluries longiora, ex obovato lanceolato cuneata, acuta, margine apiceque subinflexa, valvata, nervo mediano prominulo venis arcuatorecurvis anastomosantibus teneris, oblique patula, praeter extimum apicem minutim puberulum utrinque glabra, e flavido fuscescentia, cellulas resinigeras paucas foventia. Stamina 10, cum petalis sub disco inserta, petalis sesquilongiora; filamenta filiformia, subflexuosa, glabra (squamulis basi nullis); antherae in alabastro extrorsae, suborbiculares, supra basin emarginatam prope medium ventrem affixae, longitudinaliter dehiscentes; pollinis granula trigono-subglobosa, triporosa. Discus parvus, annularis, tumidus, medio paullum depressus, glaber. Pistilli rudimentum in disci ventro minimum, ovatum, anceps 2-loculare, loculis superne liberis, singulis in apiculum (stylum rudimentarium) parvum subincurvum desinentibus; gemmulae rudimentariae in loculis solitariae, angulo ventrali insertae. Flores feminei fructusque ignoti.

Arbores. Rami — (folia decerpta tantum visa paniculaeque). Folia magna, imparipinnata, 8—15-juga, longiuscule petiolata; foliola opposita vel superiora alterna, intermedia quam infima summaque majora (ad 18 cm longa, 5 cm lata), nunc elongate ovato lanceolata, subfalcata, inaequilatera (latere interiore latiore longioreque), acutata, basi valde obliqua (H. obliqua), nunc elliptica, subacuta, parum inaequilatera (H. mollis), petiolulata, integerrima, coriaceochartacea, sicca fragilia, pinnatinervia, nervo mediano supra costula acuta notato infra obtuse prominente striato ductibus resinigeris (supra singulo, infra duobus juxtappositis) percurso, lateralibus supra subimpressis subtus prominulis oblique patulis (ductibus resinigeris destitutis), glabriuscula vel subtus molliter pubescentia (H. mollis), pilis 1-cellularibus pachydermicis curvatis basi dilatatis, fuscescentia, subopaca, subtus papillosa, papillis brevibus obtusis cuticula striata obductis, nunc e media tantum (*H. mollis*) nunc e tota cellularum superficie emergentibus tumque basi contiguis (*H. obliqua*), diachymate (ut et cortice tig, $^1/_2$ des Mesophylls einnehmend. Seitennerven durchgehend. Sekretgänge und Sekretzellen vorhanden. Einzellige, lange Haare unterseits bei *Heb. mollis* Radlk. reichlich. Kleine Drusen in der Nähe der Nerven spärlich. Köpfchendrüsen nicht besonders häufig.

Hebonga obliqua Radlk.

C. D. Merrill n. 2176, E. Hickman n. 6, Mindoro.

Papillen der unteren Epidermis von der ganzen Fläche der Zellen gebildet. Drusen sehr selten. Haare fehlen.

Hebonga mollis Radlk.

Whitford et Hutchinson n. 9443, Mindanao.

Papillen der unteren Epidermis schmäler und kürzer, da nicht

---

petioli) cellulis resinigeris persito, epidermide paginae superioris mucigera; petiolus teres, ima basi complanata supra linea elevata notata ductibus resinigeris compluribus intra et prope medullae coronam nec non supra vasorum fasciculos accessorios per medullam in seriem transversalem dispositis percursus. Paniculae axillares? (decerptae tantum visae), fere dimidiam foliorum partem aequantes, pauciramosae, sufferrugineo-puberulae, pilis crispulis transversatim pluriseptatis, rhachi superne ramis ramulisque conferte cincinnos sessiles glomeruliformes gerentibus iisque ductibus resinigeris ad medullae peripheriam percursis; alabastra primum globosa subsessilia, denique claviformia, 3 mm longa, pedicellis aequilongis puberulis suffulta; bracteae bracteolaeque minutae, deltoideae, puberulae, Flores expansi diametro ca. 6 mm.

Species 2; philippinenses.

Genus floris, praesertim gynoecei indole antherisque extrorsis nec non characteribus anatomicis (ductibus resinigerus medullaribus usque nervum foliolorum medianum extensis) affine videtur generi *Soulamea;* differt habitu, petalis valvatis, cellulis quoque resinigeris (non solum ductibus) per foliola et floris partes dissitis atque foliolis subtus papillosis, quibus rebus inter Simarubaceas stamina esquamata exhibentes quodammodo accedit ad quasdam Ailanthi species. Veram affinitatem fructus dorebit.

1. *Hebonga obliqua* Radlk. — *Aglaja* sp. Merrill, cf. supra. — Vulgo *Hebong*, cf. supra.

Folia praelonga, ad 15 juga; foliola opposita vel superiora alterna, elongata ovato-lanceolata, subfalcata, inaequilatera, apice sensim acutata, basi quam maxime obliqua, latere interiore latiore longioreque rotundato (fere semicordato), latere exteriore angustiore breviore sensim angustato, longiuscule petiolutata, petiolulis angulosis, subcoriacea, glabra, subtus papillis latioribus obtuse conicis ornata, fusco-olivacea; reliqua generis.

Arbor 12 m alta. Folia petiolo adjecto 50 cm aequantia vel paullo superantia; foliola cum petiolulis 1 cm longis ad 18 cm longa, 4,5 cm lata. Paniculae rami 15 cm longi.

In Philippinarum insula Mindoro: E. D. Merrill No. 2176 (Bongabong, m. Maj. 1903, alab.; Hb. Manil.); E. Hickman No. 6 (ibid., m. Febr. 1903 alab.; id. Hb.).

2. *Hebonga mollis* Radlk.

Folia sat longa, ca. 8-juga; foliola opposita, elliptica, subacuta, basi paullum inaequilatera, oblique subovata, brevius petiolulata, petiolulis complanatis, chartacea, supra praeter nervos laxe puberulos glabra, subtus molliter pilosa et papillis tenuioribus rotundato-capitatis ornata, olivaceo-viridia; reliqua generis.

Folia petiolo 11 cm longo adjecto ad 50 cm longa; foliola cum petiolulis 5 mm longis ad 13 cm longa, 5 cm lata. Paniculae 22 cm longae, rami 10 cm longi.

In Philippinarum insula Mindanao: H. N. Whitford et W. F. Hutchinson No 9443 (Zamboanga, m. Febr. 1908, flor.; ex Hb. Manil. comm.).

die ganze Außenfläche zur Papillenbildung verwendet. Unten glockig erweiterte Haare ziemlich reichlich.

Amaroria soulameoides A. Gray.

Storck n. 880, Vidji Islands.

Beiderseitige Epidermis mit geraden Seitenwänden, fein punktierter Außenwand, verschleimt und unregelmäßig geteilt. Palissadenparenchym 2schichtig, Schwammparenchym locker. Seitennerven durchgehend, wenig vorspringend, nur von Kollenchym geschützt. Kristalle fehlen. Namentlich unterseits Köpfchendrüsen und kurze, an der Basis umgebogene, mehrzellige Haare nicht selten. Sekretgänge bis in die Seitennerven.

Kirkieae.

Kirkia.

Beiderseitige Epidermis mit ziemlich geraden Seitenwänden, dicker, stark gestrichelter (Ausnahme *K. acuminata*) Außenwand. Mesophyll subzentrisch gebaut, sehr dicht. Seitennerven durchgehend, mit großlumiger Bündelscheide. Große und kleine Drusen nicht selten. Haare und Außendrüsen sehr selten. Epidermis beiderseits stark verschleimt. Sekretorische Elemente fehlen.

Kirkia acuminata Oliv.

Dinter n. 747, Otavi.

Außenwand der Epidermis glatt und dünn. Palissadenparenchym 3schichtig, $1/2$ des Mesophylls einnehmend. Sehr große Kristalldrusen, namentlich in der Nähe der Nerven.

Kirkia Wilmsii Engl.

Dr. Wilms n. 148, 147, 162, Transvaal.

Außenwand der Epidermis sehr dick, Kutikularleisten auffallend stark; Epidermis beiderseits sehr stark verschleimt. Palissadenparenchym 2schichtig. Drusen seltener und kleiner.

Kirkia tenuifolia Engl.

Dr. Ellenbeck n. 9, Gallahochländer.

Außenwand der Epidermis sehr dick, Kutikularleisten schwächer ausgebildet. Palissadenparenchym 3schichtig. Sonst wie vorige.

Über *Kirkia glauca* Engl. et Gild siehe oben pag. 34; ebenso über *Kirkia lentiscoides* Engler.

3. Unterfamilie: Irvingioideae.

Irvingieae.

Dies ist die einzige Gruppe in der ganzen Familie, welche durchgehende anatomische Merkmale besitzt, nämlich Schleimräume und Schleimzellen in allen Teilen und ferner den Rubiaceentypus der Spaltöffnungen. Alle mir vorliegenden Arten waren frei von jeder Art von Trichomen; der Blattrand ist durch einen Randnerv geschützt, die Seitennerven gehen mit Hartbast durch, von der unteren zur oberen Epidermis sich stark verjüngend, so daß sie im Blattquerschnitt das Aussehen eines spitzeiförmigen Körpers erhalten. Verholzte Sklerenchymfasern und das teilweise Vorhandensein der Papillen geben Anhaltspunkte, um die einzelnen Arten unterscheiden zu können. Sekretorische Elemente fehlen.

Klainedoxa.

Obere Epidermis mit stark gebuchteten Seitenwänden und Tüpfeln in den Buchten, untere Epidermis mit fast geradlinig begrenzten Seitenwänden und auffallend niedrigen Zellen. Epidermis stark verschleimt, unregelmäßig geteilt. Mesophyll fast homogen, ohne Sklerenchymfasern.

Klainedoxa Zenkeri van Tiegh.

Zenker, n. 2620, Kamerun.

Palissadenparenchym 2schichtig, Schwammparenchym 4schichtig, nur ein etwas weniger geschlossenes Palissadenparenchym. Venen (nur die ganz kleinen, alle anderen sind ja durchgehend) fast an die untere Epidermis verlagert.

Klainedoxa grandifolia Engl.

Epidermis am schwächsten unter den Arten von *Klainedoxa* verschleimt. Mesophyll 4schichtig, vollkommen homogen. Untere Epidermis mit sehr niedrigen Papillen.

Klainedoxa spinosa v. Tiegh.

Obere Epidermis mit stark zickzackförmig gebuchteten Seitenwänden, sehr stark verschleimt. Palissadenparenchym 2schichtig.

Klainedoxa Büsgenii Engl.

Büsgen n. 474, Kamerun.

Obere Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden und Randtüpfeln in den Buchten. Mesophyll fast homogen gebaut; die oberste Palissadenschicht quergeteilt.

Klainedoxa cuprea van Tiegh.

Obere Epidermis mit stark zickzackförmig gebuchteten Wänden und großen Randtüpfeln, fein punktiert. Palissadenparenchym zweischichtig, Schwammparenchym locker.

Irvingia.

Epidermis mit schwach gebuchteten Wänden, Verschleimung, namentlich im Vergleich mit *Klainedoxa,* stark, auch unterseits Palissadenparenchym zwei- bis dreischichtig, Zellen kurz, quergeteilt. Seitennerven durchgehend, von starken Hartbastbelagen umgeben, oberseits manchmal von etwas chlorophyllhaltigem Gewebe bedeckt. Schleimräume im Blatt reichlich. Einzelkristalle um die Nerven reichlich. Im Mesophyll kleine, leicht zu übersehende Sklerenchymfasern. Sonst anatomisch wenig differenziert.

Irvingia velutina van Tiegh.

Mesophyll locker; Palissadenparenchym zweischichtig.

Irvingia pauciflora van Tiegh.

Zenker n. 1706, n. 2329, Kamerun.

Mosophyll dicht, Palissadenparenchym dreischichtig.

Irvingia caerulea van Tiegh.

Blatt ziemlich dünn im Vergleich mit den vorigen Arten. Mesophyll dicht, Palissadenparenchym zweischichtig. Sklerenchymfasern nicht beobachtet.

Irvingia Griffonii van Tiegh.

Ähnlich der *I. caerulea;* aber mit Sklerenchymfasern.

Irvingella.

Epidermis mit gebuchteten Wänden, stark verschleimt, ausgenommen *I. rubra.* Untere Epidermis mit kurzen dickwandigen Papillen. Mesophyll fast völlig homogen, fünf- bis sechsschichtig. Sklerenchymfasern reichlich.

Irvingella Olivieri van Tiegh; Pierre n. 1661, Cambodja.

Irvingiella Hermandiana van Tiegh.

Papillen kräftig, sonst völlig gleichgebaut. Verschleimung stark.

Irvingella Smithii van Tiegh.

Irvingella rubra van Tiegh.

Papillen ziemlich schwach, einzelne Zellen ohne Papillen. Verschleimung bei beiden schwächer als bei den vorigen Arten.

Desbordesia Soyanxii van Tiegh.

Epidermis mit fast geraden Seitenwänden, sehr dicker, fein getüpfelter Außenwand und sehr stark verschleimt. Untere Epidermis sehr niedrig, nicht verschleimt. Fächerung der beiderseitigen Epidermis sehr deutlich. Mesophyll sechs- bis siebenschichtig, fast homogen. Kräftige verzweigte, dickwandige Sklerenchymfasern vorhanden und leicht zu beobachten.

An die Irvingieen schließen wir die Gattung:

Picrodendron baccatum (L.) Kr. et Urb. an.

E. Campbell n. 6293, 6436, Jamaica.

Beiderseits Epidermiszellen geradlinig begrenzt, mit fein getüpfelter Außenwand, schwach verschleimt. Palissadenparenchym dreischichtig, die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym locker, dessen Zellen in der Richtung der Palissadenzellen orientiert. Seitennerven sehr zahlreich, mit Haarbast durchgehend und von vielen Einzelkristallen begleitet. Spaltöffnungen mit Nebenzellen vom Rubiaceentypus. Schleimräume nur im Mesophyll selten. Hier und da ein einzelliges, dickwandiges Haar.

4. Unterfamilie: Picramnioideae.

Piramnieae.

Picramnia.

Die zahlreichen Arten (ca. 30) dieser Gattung sind anatomisch sehr gleichartig gebaut. Epidermiszellen verschieden hoch, teils geradlinig, teils gebuchtet, mit stets glatten Außenwänden. Palissadenparenchym immer einschichtig, nie mehr als die Hälfte des Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym locker, vier- bis achtschichtig. Seitennerven zumteil eingebettet, stets, wie auch alle stärkeren Venen, mit einem kräftigen Sklerenchymring versehen. Bei fast allen Arten kommen große Drusen im Mesophyll vor; meistens liegen sie im Schwammparenchym, nur bei wenigen Arten finden sie sich auch im Palissadenparenchym. Gerbstoff selten. Einzellige dickwandige Haare und gestielte Köpfchendrüsen häufig. Extraflorale Nektarien bei allen Arten auf den Blättchen. Die Duplikatur der Wandungen der Spaltöffnungsnachbarzellen wurde schon weiter oben erwähnt. (Vergl. Fig. 1.) Sekretorische Elemente fehlen.

Um die Arten einigermaßen anordnen zu können, teile ich sie in folgende zwei Gruppen ein:

I. Gruppe: Seitennerven durchgehend.

Picramnia Regnellii Engl.

Regnell n. 1521, Minas Geräes.

Beiderseitige Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden und schmalen Randtüpfeln in den Buchten; Außenwand sehr dick, fast so dick wie die sehr niedrigen Zellen hoch sind. Palissadenzellen lang und dicht aneinanderschließend. Auch die stärkeren Venen durchgehend. Kristalle fehlen hier auffallenderweise. Fast ohne Trichome.

Picramnia petandra Sw.

Curtius n. 49, Bahama.

Beiderseitige Epidermis mit geraden Seitenwänden. Palissadenparenchym kurz und locker, Schwammparenchym mächtig entwickelt. Das ganze Mesophyll reich an Drusen, auch einzelne, große Einzelkristalle vorhanden. Stärkere Venen durchgehend. Sehr kurze Haare.

Picramnia antidesma Sw.

Eggers n. 577, Dominica.

Beiderseitige Epidermis mit gebuchteten Seitenwänden. Palissadenparenchym kräftiger als bei *P. pentandra*. Schwammparenchym stark entwickelt, nur dieses mit vereinzelten Drusen. Stärkere Venen durchgehend. Kurze Haare! Wandduplikatur der Spaltöffnungsnachbarzellen stark ausgebildet.

II. Gruppe: Seitennerven nicht mit Sklerenchym durchgehend, von Palissadenparenchym überlagert.

Picramnia nitida Engl.

Riedel, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit gebuchteten Seitenwänden und kleinen Randtüpfeln in den Buchten. Palissadenparenchym stark entwickelt. Drusen spärlich und nur in der Mitte des Schwammparenchyms vorhanden.

Picramnia ciliata Mart.

Riedel, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden und Randtüpfeln in den Buchten. Palissadenparenchym sehr niedrig und locker. Schwammparenchym sehr locker, mit vereinzelten Drusen. Haare und Drüsen reichlich.

Picramnia Martiana Engl.

Martius, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit zickzackfömig gebuchteten Seitenwänden. Mesophyll wie bei voriger Art. Drusen im Schwammparenchym reichlich. Von den Venen gehen vereinzelte Sklerenchymfasern ins Mesophyll hinein.

Picramnia parvifolia Engl.

Sellow n. 4623, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden und sehr dicker Außenwand. Palissadenparenchym stark entwickelt. Drusen im ganzen Mesophyll vorhanden. Haare und Drüsen spärlich.

Picramnia Sellowii Planch.

Fiebrig n. 320, Paraguay; Regnell n. III 1520, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit fast geraden Seitenwänden und dicker Außenwand. Besonders das Schwammparenchym sehr stark entwickelt; Drusen in letzterem reichlich. Haare und Drüsen häufig.

Picramnia Sellowii Planch. *var. latifolia* Engl.

Pohl, Brasilien.

In allen Teilen kräftiger ausgebildet als die vorige.

Picramnia Bonplandiana Tul.

J. Donnell Smith, n. 6464, Quatemala.

Epidermis wie bei der vorigen Art. Palissadenparenchym mäßig stark; Schwammparenchym mit zahlreichen Drusen. Einzelne Sklerenchymfasern im Mesophyll.

Picramnia quaternaria J. Donnell Smith.

J. Donnell Smith n. 4333, Quatemala.

Epidermis wie bei der vorigen Art, nur die Außenwand etwas dünner. Mesophyll nur gering entwickelt. Drusen reichlich vorhanden. Spaltöffnungen zum großen Teil zusammengedrückt und funktionsunfähig, Nachbarzellen mit sehr starken Duplikaturen der Wandungen. Haare und Drüsen spärlich. Diese und die vorige Art stehen sich sehr nahe.

Picramnia Spruceana Engl.

Spruce, Rio Negro, Brasilien.

Beiderseitige Epidermis mit stark gebuchteten Seitenwänden, Randtüpfeln in den Buchten und dicker Außenwand. Zellen selbst ziemlich hoch. Palissaden- und Schwammparenchym stark entwickelt, zahlreiche Drusen nur in letzterem. Vereinzelte Sklerenchymfasern im Mesophyll. Duplikatur der Spaltöffnungsnachbarzellen stark entwickelt.

Picramnia Seemannii Griseb.

Moritz Wagner, Panama.

Beiderseitige Epidermis mit schwach gebuchteten Seitenwänden, Randtüpfeln in den Buchten und etwas dünnerer Außenwand. Sonst wie vorige.

Picramnia coccinea var. peruviana Engl.

Hänke, Peru.

Einzelne Drusen im Palissaden-, zahlreiche Drusen im Schwammparenchym. Sehr dickwandige Haare beiderseits reichlich. Sonst wie vorige. Duplikaturen der Wandungen der Spaltöffnungsnachbarzellen fehlen.

5. Unterfamilie: Alvaradoideae.

Alvaradoeae.

Alvaradoa.

Beiderseitige Epidermis mit geraden Seitenwänden, gleichmäßig verschleimt, dünner Außenwand und sehr hohen Zellen. Untere Epidermis mit stumpfen, langen und sehr dünnwandigen Papillen. Palissadenparenchym einschichtig, fast $^1/_2$ des stark entwickelten Mesophylls einnehmend. Schwammparenchym locker, mit zahlreichen großen Drusen in 2 Schichten, deren eine dem Palissadenparenchym, deren andere der unteren Epidermis benachbart ist. Seitennerven tief eingebettet, nur mit wenig Hartbast geschützt. Epidermiszellen voll Gerbstoff. Sekretorische Elemente fehlen wie bei *Picramnia*. Unterseits vereinzelte, am Grunde fast rechtwinklig umgebogene, einzellige Haare.

Alvaradoa amorphoides Liebm.

Curtiß n. 105, Bahama, Pringle n. 8421, 4740, Eggers n. 4337, Palmer n. 1245.

Obere Epidermis niedriger als bei den anderen Arten. Drusen in 2 Schichten, deren eine dem Palissadenparenchym, deren andere der unteren Epidermis nahe liegt. Unterseits zahlreiche dünnwandige Haare. Bei n. 4740 und 1245 ist die obere Epidermis besonders um den Hauptnerv kurz papillös. Die Blättchen besitzen dann das bekannte matte Aussehen papillöser Flächen. Für diese 2 Exemplare schlage ich den Namen *Alvaradoa amorphoides* Liebm. var. *opaca* Boas vor. Alle anderen zitierten Sammlernummern gehören zur typischen, oberseits nicht papillösen Art.¹)

Alvaradoa jamaicensis Benth.

Epidermiszellen sehr hoch, Außenwand etwas dicker als bei der vorigen. Drusen nur nahe der unteren Epidermis. Papillen der unteren Epidermis etwas niedriger. Sehr kurze Stiftenhaare unterseits.

Alvaradoa arborescens Wrigth.

Epidermis ähnlich der vorigen, ebenso die Drusen. Papillen der unteren Epidermis sehr lang und mit wenig verdickter Außenwand. Haare scheinen zu fehlen. (Vergl. Fig. 5.)

Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

1. Ein durchgehend anatomisches Merkmal fehlt den Simarubaceen. Dagegen ist die Gruppe der *Simarubinae* durch das Vorkommen von Sklerenchymzellen im Mesophyll ausgezeichnet. Nur *Samadera* bildet eine bemerkenswerte Ausnahme. Sekretgänge sind nur innerhalb der Unterfamilie der *Simaruboidea* weit verbreitet. Sie können zur Charakterisierung der Gruppen *Manniinae, Simarubinae, Picrasminae, Ailanthinae, Picrolemminae* und *Soulameae* gut verwendet werden. Einzelne Ausnahmen *(Samadera, Hyptiandra, Quassia* und *Simaba salubris* nebst *Simaba* sectio *Homalolepis)* kommen freilich vor. Sekretzellen sind weniger verbreitet. Sie sind als Gattungsmerkmal verwertbar *(Simaruba, Harrisonia, Ailanthus, Hebonga)*. Auf Grund der anatomischen Verhältnisse konnten die Gattungen *Simaruba* und *Simaba* besser voneinander geschieden werden; die Gattung *Simaba* konnte je nach dem Vorkommen oder Fehlen der Sekretgänge in die zwei Sektionen *Aruba* und *Homalolepis* eingeteilt werden. Diese Gliederung findet durch morphologisch parallel gehende Merkmale eine Stütze. Das Vorkommen von Papillen kann nur zur Artcharakteristik verwendet werden; ebenso die Verschleimung der Epidermis. Haare und gestielte Außendrüsen kommen vielfach vor. Ihr Wert in systematischer Hinsicht ist gering. Das Vorkommen kurzer, dünnwandiger, papillenartiger Haare auf den Kelchblättern der Sectio *Aruba* der Gattung *Simaba* kann mit zur besseren Trennung von der Sectio *Homalolepis* verwendet werden; letzterer kommen dickwandige, lange Haare auf den Kelchblättern zu.

Die Kristallverhältnisse können höchstens zur Artcharakteristik verwertet werden, obwohl Kristalle in verschiedenen Ausbildungs-

---

¹) *Alvaradoa amorphoides* Liebm. nov. var. *opaca* Boas. — Epidermis superior imprimis ad nervos papillis *brevibus obsita,* unde *opaca*. Pringle n. 4740, Palmer n. 1245.

formen vorkommen und mit Ausnahme der meisten Gattungen der *Simaruboideae* nicht selten sind.

2. Die *Irvingioideae* werden als neue Unterfamilie den *Simaruboideae* angeschlossen. Sie besitzen folgende durchgehende anatomische Eigenschaften: Epidermis stets verschleimt, Spaltöffnungsnebenzellen nach dem Rubiaceentypus angeordnet, Seitennerven und Venen sehr dicht und alle mit Hartbast durchgehend, Schleimräume und -Zellen in allen Teilen vorhanden, Trichome jeder Art fehlen. Eine Gliederung der zahlreichen Arten auf anatomischer Grundlage scheint nicht möglich zu sein.

3. *Picrodendron* — wenn überhaupt zu den Simarubaceen gehörig — kann nur im Anschluß an die *Irvingioideae* behandelt werden, da es ganz ähnliche anatomische Eigenschaften besitzt.

4. *Kirkia glauca* Engl. et Gilg ist als Art zu streichen. *Kirkia lentiscoides* Engl. wurde in die Gattung *Harrisonia* versetzt.

5. Neu sind die Gattung *Hebonga* Radlk. mit den Arten *H. mollis* Radlk. und *H. obliqua* Radlk., ferner die Arten *Simaruba opaca* (Engl.) Radlk., *Simaba Pohliana* Boas und *Castela salubris* Boas, sowie die Varietät *Alvaradoa amorphoides* Liebm. var. *opaca* Boas.

6. *Perriera* ist an *Hannoa* anzuschließen, mit den Irvingieen hat sie nichts gemein.

Verzeichnis der benutzten Literatur im allgemeinen Teil.

1. **Engler**, A., Studien über die Verwandtschaftsverhältnisse der *Rutaceae*, *Simarubaceae* und *Burseraceae* nebst Beiträgen zur Anatomie und Systematik dieser Familien. (Abh. Naturf. Ges. Halle. 1874.)
2. **Van Tieghem**, Sur les canaux sécréteurs des Liquidambarées et Simarubacées. (Bull. soc. bot. de Fr. XXXI. 1884. p. 252—56.) Second Mémoire sur les canaux. (Ann. sc. nat. Sér. 7. I. 87.)
3. **Solereder**, Handbuch der system. Anatomie der Dicotyl. 1899 und Ergänzungsband.
4. **Jadin**, F., Contribution à l'étude des Simarubacées. (Ann. sc. nat. Sér. 8. XIII. 1901. p. 201—304.)
5. **Van Tieghem**, Sur les Irvingiacées. (Ann. sc. nat. Sér. 9. I. 1905. p. 247 ff.)
6. **von Ettingshausen**, Die Blattskelette der Dicotyledonen. 1861.
7. **Pfitzer**, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. (Jahrb. für wiss. Bot. VIII. 1872.)
8. **Gentner**, Über den Blauglanz auf Blättern und Früchten. (Flora. Bd. 99. p. 337 ff.)
9. **Heinricher**, Ein reduziertes Organ bei *Campanula persicifolia* und einigen anderen Campanula-Arten. (Ber. d. deutsch. bot. Ges. Bd. III. 1885. p. 4 ff.)
10. **Bargagli-Petrucci**, Cavità stomatifere nel genere Ficus. (Nuovo Giornale Bot. Italiano. VIII. 1901. p. 492.)

11. Boergesen und Paulsen, Veget. dansk.-vestind. Oer. Bot. Tidsskrift. XXII. 1898–99. p. 94 ff.)
12. Van Tieghem, *Ailante* et *Pongéle.* (Ann. sc. nat. Sér. 9. IV. 1906. p. 272 ff.)
13. Blenk, Die durchsichtigen Punkte. (Flora. 1884.)
14. Wehmer, Die Pflanzenstoffe. 1911. p. 407.
15. Decandolle, C., Anatomie comparée des feuilles. 1879. p. 35 ff.
16. Solereder und Lösener, Über die wenig bekannte Gattung *Rigiostachys.* (Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg. 1905. p. 34 ff.)
17. Baillon, Histoires des plantes. IV. 1873. p. 499.

Zum speziellen Teil außer der Bearbeitung der Familie durch Engler in den Nat. Pflanzenfamilien. III. 4, die Flora Brasil. XII. 2, und die Arbeiten Englers über *Simarubaceae* africanae in Englers Jahrbüchern für Systematik und Pflanzengeographie. (Bd. XXXII. 1903. p. 122 ff.; Bd. XXXXVI. 1911. p. 278 ff.) Ferner Engler in Notizblatt (Bot. Gart. Berl. 2. 1895. p. 57 und Urban in Englers Jahrbüchern. XV. p. 304.)

Morphologische und anatomische Studien über die Ruscus-, Danaë- und Semele-Phyllokladien.

Von

Gustav Daněk, Prag VI.

(Botan. Institut der k. k. böhm. Universität in Prag.)

Mit Tafel VIII und IX und 13 Abbildungen im Text.

Das strittige Problem der Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele (Liliaceae, Asparagoideae)* hat die Botaniker schon lange angeregt, für dasselbe eine richtige, der Wirklichkeit möglichst entsprechende Lösung zu finden. Über den morphologischen Wert dieser merkwürdigen Organe sind von verschiedenen Seiten verschiedene Deutungen gegeben worden, die sich auf mannigfache Tatsachen stützen und je nach der Verschiedenheit der botanischen Methoden auch verschiedene Wege einschlagen. Einige legen das Hauptgewicht auf die anatomische Struktur der Phyllokladien, indem sie aus derselben über die Entstehung und Bedeutung der vegetativen Organe der genannten Gattungen Schlüsse ziehen, andere wieder folgern aus morphologischen Tatsachen und abnormen Fällen, indem sie sich bestreben, durch die vergleichende Methode alle anscheinend abweichenden Erscheinungen auf allgemein gültige morphologische Regeln zurückzuführen.

Leider stimmen die Ansichten der verschiedenen Forscher über die morphologische Bedeutung der genannten Phyllokladien größtenteils nicht überein. In vielen Fällen widersprechen sie sich sogar. Die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* zum Beispiel halten einige für Gebilde blattartigen Ursprungs, andere für Achsengebilde. — Die beiderseitig ins Treffen geführten Argumente können aber absolut nicht befriedigen, indem sie uns nicht über alle Fälle Aufklärung bieten, denen wir bei unserem Thema begegnen, oder Erklärungen geben, welche allzu kompliziert, ja zum Teil fast unverständlich sind. (So z. B. Čelakovskýs Auslegungen der terminalen, sterilen Phyllokladien.)

Die einfachste und wahrscheinlichste Auslegung, welche der Wirklichkeit am meisten entspricht, ist jene, derzufolge die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* nichts anderes als ein Verwachsungsprodukt der flügelartig erweiterten blütentragenden Achsen und einer Blütenbraktee, also teilweise ein Kaulom- und teilweise ein Phyllomgebilde vorstellt.

Ich habe mir zur Aufgabe gemacht, alle diese Ansichten objektiv und kritisch zu prüfen und auf Grund einiger, in morphologischer und anatomischer Richtung hin angestellter Beobachtungen ein zusammenfassendes Urteil über den fraglichen Gegenstand abzugeben. Im Interesse der Sache selbst wäre es von Vorteil, wenn dieser wissenschaftlichen Frage von Seite der Botaniker größere Beachtung gewidmet werden würde. Die „Phyllokladien" der Gattung *Ruscus* sind allgemein bekannt und werden als klassisches Beispiel der Phyllokladien in allen botanischen Werken angeführt, obzwar dieselben, wie es scheint, überhaupt keine Phyllokladien sind.

Was die historische Entwicklung der ganzen Frage betrifft, so will ich dieselbe nur in Kürze und nur insofern berühren, als sie mit ihr in Zusammenhang steht.

Die alten Botaniker hielten die flachen, blattartig entwickelten Organe der Gattung *Ruscus* und ihrer Verwandten meistens für wahre Blätter; darnach hat Linné auch den Artnamen für *Ruscus Hypoglossum* und *Ruscus Hypophyllum* geschaffen. (Siehe auch: Willdenows Anleitung, p. 561: „*Ruscus aculeatus*. Die Blätter auf der Oberfläche blühend . . .;" Host: Flora austriaca. Vol. II. p. 657: „*Ruscus aculeatus*: R. erectus, foliis ovatis apice pungentibus . . . *Ruscus Hypophyllum:* R. caule erecto, foliis oblongo-ovatis vel lanceolato-ovatis . . ."; Wilbrand: Handbuch, p. 675: „*R. aculeatus. R.* fol. ovato-lanceolatis mucronato-pungentibus supra floriferis. — *R. Hypoglossum. R.* fol. supra floriferis sub foliolo. — *R. Hypophyllum. R.* fol. ellipticis mucronatis subtus floriferis. — *R. androgynus. R.* fol. margine floriferis. — *R. racemosus. R.* fol. oblique lanceolatis acuminatis, racemo terminali" etc. etc.)

Manche hielten die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* auch für Achsengebilde — also für wirkliche Phyllokladien, abgeplattete Zweige. (Nees ab Esenbeck: Genera: „Frutices perennantes foliis squamaeformibus et ramulis foliaceo-dilatatis florigeris insignes.") Wir sehen also, daß über die Herstammung der Phyllokladien bei unseren Gattungen der Asparageen schon in den ersten Anfängen des botanischen Studiums ganz gegensätzliche Ansichten zur Äußerung gelangten.

Der erste, der von beiden oben hervorgehobenen einseitigen Standpunkten Abstand nahm und sich bemühte, die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* kritischer zu erklären, war Koch in seiner „Synopsis florae germanicae et helveticae". Koch unterscheidet schuppenartige Stengel- und Zweigblätter, dann Blätter der blütentragenden Zweige; von letzteren sagt er, daß sie sich gemeinschaftlich mit dem Blütenzweige zu einem blattartigen Gebilde erweitern und miteinander verwachsen. Das erweiterte und mit dem Blatte zusammengewachsene Zweiglein endige oft in der Mitte des blattartigen Gebildes mit einem terminalen Blütenbündel. („. . . ramulorum (folia) vero cum ramulo in folium ovatum vel oblongum dilatata et cum ramulo connata. Ramulus adnatus . . . in medio folii terminatus est, ibidem saepe florum fasciculum fert.“) Über die terminalen und sterilen Phyllokladien gibt er keine Erklärung.

Askenasy (in seinen „Botanisch-morphologischen Studien“) bemühte sich, diese (Kochs) Erklärung zu entkräften, namentlich durch die Beobachtung der Entwicklung im Jugendstadium. Allerdings vermochte er auf diesem Wege nicht zu stichhaltigen morphologischen Schlüssen zu gelangen, weil die Entwicklung in der Jugend über die morphologische Bedeutung der Pflanzenorgane nicht entscheiden kann, was eine schon mehrfach bewiesene Tatsache ist. Askenasy erkennt zwar einige Tatsachen an, die Kochs Behauptung unterstützen, vermag aber mit dieser Ansicht die sterilen Phyllokladien nicht zu verbinden, was heute allerdings als ausschlaggebender Grund nicht angesehen werden kann, weil auch die nichtblühenden Phyllokladien auf gleiche Weise durch die neueste Auslegung Velenovskýs gut zu erklären sind.

Im Jahre 1877 erschien die französische Abhandlung Duval-Jouves und sieben Jahre darauf im „Bulletin de la Société Botanique de France“ die Arbeit van Tieghems, die sich mit der Deutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* befaßt. Beide genannten Autoren, die ihre Gründe auf anatomische Beobachtungen stützen, stimmen mit Koch überein und begründen die Richtigkeit ihrer Ansichten durch die Anordnung und Orientierung der Gefäßbündel in den Phyllokladien.

Duval-Jouve weist zunächst auf die Einseitigkeit der Ansichten der Autoren in dieser Frage hin. So zitiert er zum Beispiel: Turpin, De Candolle, A. de Saint Hilaire, Martins, Knuth. Dann geht er zur Deutung Kochs über, indem er mit Unrecht angibt, daß derselbe den Gedanken über die Zusammensetzung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* aus Nees von Esenbeck übernommen habe. Dieser Irrtum entstand dadurch, daß Koch nach seiner Erklärung Nees von Esenbeck zitiert, was sich aber bloß auf die Beschreibung und Abbildung in seinen „Genera“ bezieht, wie dies auch schon Čelakovský in seiner Arbeit „Über Kladodien der Asparageen“ (p. 6) erläutert hat. Duval-Jouve formuliert dann die Meinung Kochs folgendermaßen: „. . . est un organe composé: composé d'un ramule soudé à une feuille jusque vers le milieu de cette feuille, où il se termine en portant souvent des fleurs.“ Mit Rücksicht darauf untersuchte er, ob die anatomische Struktur der Phyllokladien ihre Abstammung begründet, und ob sich die Bestandteile verschiedenen Ursprungs auch durch verschiedene Anordnung der Gefäßbündel unterscheiden („la première devra nous montrer les éléments d'un rameau et d'une feuille, et la seconde être reduit aux seuls éléments d'une feuille.“) Und wirklich stimmt nach seinen Beobachtungen die anatomische Struktur mit der morphologischen Bedeutung der einzelnen Bestandteile der Phyllokladien, wie dieselbe durch Koch angedeutet worden ist, überein. Auf dem Querschnitt des unteren Teils fand Duval-Jouve einen Zentralzylinder von Gefäßbündeln insgesamt gegen die Mitte zu orientiert — also ein anatomisches Merkmal der Achsengebilde. Im oberen Teile aber, oberhalb des Blütenstandes, fand er bloß einfache Gefäßbündel in einer Fläche geradeso ausgebreitet, wie es bei Blättern der Fall zu sein pflegt.

Bezüglich der Phyllokladien behauptet er auf Grundlage der anatomischen Struktur, daß es bloße Blätter seien. („Jci, à la simple vue, on constate que la nervure médiane de ces «feuilles steriles» est mince et uniforme sur toute sa longeur, et les sections transversales et longitudinales montrent également que, sur toute son étendue, cette nervure est simple, non striée et ne présente nulle part le cylindre central d'un ramule: c'est, en un mot une feuille normale, réduite à elle seule et sans soudure à un ramule.") Zum Schlusse wendet sich Duval-Jouve zur Analogie des Blütenstandes und der Blüten, die auf die Stützbraktee vorgeschoben sind. (*Thesium ebracteatum*, *Bougainvillea*, *Erythrochyton*, *Tilia* etc.)

Van Tieghem setzte die anatomische Untersuchung seines Vorgängers fort und bestätigte dessen Folgerungen in vollem Maße. Nach einer kurzen historischen Einleitung untersuchte er zunächst die sterilen Phyllokladien und verglich dann deren Verhältnisse mit anderen Pflanzen, welche Phyllokladien und Brachyblaste entwickeln. Der anatomischen Struktur nach ist das sterile Phyllokladium ein adossiertes Blatt, welches die verkümmerte Achse terminal abschließt.

Den Zentralzylinder der Gefäßbündel, wodurch die Achse charakterisiert wird, findet er bloß auf der Basis der sterilen Phyllokladien — also nur in einem kurzen, der verkürzten axillären Achse entsprechenden Teile. In der Fortsetzung sind dann die Gefäßbündel in einer Fläche ausgebreitet. Diese Struktur zeigt uns also zugleich mit der gleichmäßigen Orientierung von Xylem und Phloëm der einzelnen Gefäßbündel ganz deutlich die laubartige Eigenschaft des sterilen Phyllokladiums. Die fertilen Phyllokladien haben, der anatomischen Struktur nach zu schließen, ganz denselben Wert, nur mit dem Unterschiede, daß die Zweige mit einem Blütenstande abgeschlossen und mit ihnen verwachsen sind. Diese kleinen Zweige sind am Phyllokladium in der Form des starken, von der Basis bis zum Blütenstande reichenden Nervs sichtbar. Dieser Nerv weist auf dem Querschnitt eine charakteristische Struktur des Zentralzylinders der Gefäßbündel auf.

Im Jahre 1892 erschien in böhmischer Sprache in den Abhandlungen der böhmischen Akademie in Prag die Arbeit Velenovskýs „O phyllokladiich rodu *Danaë*". Der genannte Autor beschrieb in dieser Publikation und versah mit Zeichnungen die grundständigen, konvallarienartigen Blätter der Gattung *Danaë*, von denen schon Askenasy Erwähnung tat. Daß diese Gebilde wahre Blätter sind, ist ganz zweifellos. Die axillären Phyllokladien von *Danaë* *racemosa* haben dieselbe Form der Blattspreite, haben fast dieselbe Nervatur, sind gleich glänzend und stimmen in jeder Beziehung mit grundständigen echten Laubblättern überein. Auf Grund dessen beweist der Autor, daß dieselben auch echte Laubblätter sind, freilich Blätter, welche die verkürzten axillären Kurztriebe (Brachyblasten) terminal abschließen. Er vergleicht weiter die Blütenverhältnisse der Gattungen *Ruscus* und *Danaë* und gelangt zu dem Schlusse, daß es hier auffallende Übereinstimmungen gibt, welche darauf hinweisen, daß die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* im fertilen Zustande ebenso, wenigstens im oberen Teile (oberhalb des Blütenstandes) von Phyllomursprung, also vergrößerte und flügelartig herablaufende Brakteen sind. Das beweist auch die auffallende Ähnlichkeit der die Infloreszenz unterstützenden Braktee mit dem Oberteile des Phyllokladiums.

Čelakovský in seiner Arbeit „O kladodiich Asparageí“ vom Jahre 1893 übergeht nach einer umfangreichen Kritik der bisherigen Ansichten zur Schilderung der Phyllokladien bei den einzelnen Gattungen der Familie der Asparageen und gelangt zu dem Schlusse, daß sämtliche Asparageen ihre Achsen blattartig erweitert — demnach Phyllokladien haben. Achsengebilde sind nach Čelakovský auch die Phyllokladien von *Danaë racemosa,* von *Semele androgyna* und von *Ruscus*. Die Hauptgründe, die er dafür anführt und denen zufolge jeder moderne Morpholog diese blattartigen Organe für Kaulomgebilde betrachten müsse (freilich nur nach der Ansicht Čelakovskýs!), sind kurzgefaßt folgende: Diese Organe wachsen direkt aus den Achseln der schuppenartigen Blätter auf dem Stengel, was für Blätter ganz undenkbar ist. Ferner tragen sie Deckblätter und Blütenstände in ihren Achseln, was nur auf Achsen möglich ist. —

Diese Gründe beweisen aber fast gar nichts, da sie unvollständig sind. Es behauptet doch niemand, daß die vegetativen Organe der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* echte Blätter seien, sondern lediglich, daß sie teilweise aus Achsen — und teilweise aus Blattelementen zusammengesetzt sind. Doch darüber noch weiter unten mehr.

Die Deutungen Čelakovskýs sind zumeist weitschweifig und manchmal so kompliziert, daß sie schon dadurch Mißtrauen erwecken. In anatomischer Hinsicht beruft er sich auf Duval-Jouve und Van Tieghem.

In seiner Pflanzenteratologie vom Jahre 1894 nimmt Penzig keinen besonderen Standpunkt in unserer Frage ein, sondern führt er nur die bisherigen Meinungen an. Er beschreibt dann einige von verschiedenen Forschern beobachtete Abnormitäten. Eine Erklärung dazu liefert er aber nicht.

Eine ausführliche Arbeit über die Assimilationsorgane der Asparageen (Die Assimilationsorgane der Asparageen) publizierte im Jahre 1897 Reinke. Er nimmt einzelne Gattungen und Arten der Asparageen durch und berücksichtigt meistens die anatomischen Verhältnisse ihrer vegetativen Organe. Dabei verteidigt er überall die Ansicht, daß diese Organe Achsengebilde seien. Seine anatomischen Beobachtungen weisen aber manchmal darauf hin, daß dieselben sich ebenso wie die Blätter verhalten, was Reinke auch bezüglich der Gattung *Danaë* zugibt. (Z. B.: . . . . „so daß auch in dieser Hinsicht ein Kladodium sich wie ein Blatt zu verhalten scheint.“) Hierauf werden wir später noch zurückkommen.

Bei der Gattung *Ruscus* fand er in dem unteren Teile des Phyllokladiums im charakteristischen Mittelnerv einen Zentralzylinder der Gefäßbündel. Aber die übrigen Gefäßbündel sind einfach gebaut. Seine Bestandteile (Xylem und Phloëm) sind der unteren und oberen Seite des Phyllokladiums zugewandt. („Ein Schnitt oberhalb der Braktee, beziehungsweise des Blütenstandes ergab nur einfache Gefäßbündel, deren Phloëm der morphologischen Unterseite, deren Xylem der Oberseite des Kladodiums zugekehrt ist.“) Der obere Teil des Phyllokladiums stellt sich also im Durchschnitt ebenso wie ein Blatt dar. Die etwa in der Mitte des Organs aufwachsende Braktee hat nach Reinke dieselbe anatomische Struktur, wie der Oberteil des Phyllokladiums. Sie ist demnach in dieser anatomischen Hinsicht mit ihm gleichwertig. Bei Phyllokladien von *Semele androgyna* zeigt der Durchschnitt der stärkeren, zu den Blütenständen hinstrebenden Nerven, den charakteristischen Zentralzylinder der Gefäßbündel. Die übrigen Partien zeigen allerdings einen, dem Blatte entsprechenden anatomischen Aufbau.

Am interessantesten hierbei ist, daß Reinke die grundständigen echten Blätter, welche Braun im Jahre 1859 untersuchte, anführt. Diese grundständigen Blätter sind vollständig homolog mit den konvallarienartigen Blättern von *Danaë racemosa.* Obwohl die anatomische Struktur der Phyllokladien der Gattungen *Danaë, Semele* und *Ruscus* der Struktur der Blätter in vollem Maße entspricht, hält sie Reinke dennoch für echte Phyllokladien, oder für echte, abgeplattete Achsen.

Im Jahre 1903 veröffentlichte Velenovský eine neue Arbeit „Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen“. Diese Abhandlung ist einerseits eine Reproduktion der schon oben zitierten, in böhmischer Sprache früher erschienenen Arbeit des genannten Autors über dieses Thema, andererseits eine Revision und Erweiterung seiner diesbezüglichen Forschungen. Auf Grund seiner Beobachtungen und Vergleichungen der einzelnen Fälle und Erklärungen einiger interessanter und für die Abstammung der Phyllokladien überaus wichtiger Abnormitäten gelangt Velenovský zu nachstehenden, unwiderleglichen, hier in Kürze zusammengefaßten Resultaten:

1. Die blattartigen Gebilde in den Brakteenachseln auf den Stengeln von *Danaë racemosa* sind echte terminale Laubblätter, welche einen terminalen Kurztrieb abschließen und den konvallarienartigen, grundständigen Blättern homolog sind.

2. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus* besteht aus einer Achse, welche mit einer terminalen Infloreszenz abschließt (die erste Blüte dieser Infloreszenz gleicht der Blüte von *Danaë* und aus zwei in der Mediane stehenden Brakteen, von denen sich eine

bedeutend vergrößert und in die Fortsetzung der flügelartig erweiterten Achse stellt, während die gegenständige, kleine Braktee dann den Blütenstand stützt.

3. Das sterile Phyllokladium von *Ruscus* ist ein terminales Blatt, welches den achsenständigen Brachyblast abschließt.

4. Das blühende, flache Gebilde von *Semele* gleicht ebensovielen blühenden, flachen Gebilden von *Ruscus*, als es Infloreszenzen enthält.

5. Die flachen, grünen Gebilde von *Myrsiphyllum* und die nadelartigen Gebilde bei *Asparagus* sind echte Phyllokladien, also Kaulomgebilde.

Diese Deutung Velenovskýs erklärt ganz vollständig alle Modifikationen der blattartigen vegetativen Organe der Asparageen. Diese Auslegung entspricht auch der Wirklichkeit am meisten. Durch Velenovský wurde also die Frage der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë*, *Semele*, *Myrsiphyllum* und *Asparagus* definitiv gelöst.

Trotzdem verteidigt Bernátsky in seiner im Jahre 1904 erschienenen Abhandlung (Das Ruscus-Phyllokladium) wieder die reine Kaulomnatur der Phyllokladien der Asparageen, namentlich der Phyllokladien von *Ruscus* (— — „daß das Ruscus-Phyllokladium morphologisch ein reines Kaulomgebilde vorstellt, daß die anatomische Struktur desselben ebenfalls einzig und allein nur ein Stengelorgan erkennen läßt.")

Seine Folgerungen begründet Bernátsky folgendermaßen: Der vegetative Sproß schließt immer mit einem Achsengebilde ab: (Ein unrichtiges Argument!) Die Entwicklung in der Jugend zeigt verschiedene Eigenschaften des oberen Teiles des Phyllokladiums und der gegenständigen Stützbraktee. (Die Entwicklung aber entscheidet über die morphologische Bedeutung eines Organs nicht!) Die Zusammensetzung und Orientierung der vegetativen Teile der jungen Knospe weist auf die Kaulomnatur des Phyllokladiums hin etc. —

Bernátsky hält den Achsencharakter des Phyllokladiums für bewiesen. („Ich glaube nach allem, daß an der reinen Kaulomnatur des Ruscus-Phyllokladiums nicht mehr gezweifelt werden kann.") Dann bespricht er die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien und auf Grund einiger Umstände behauptet er, daß die Anatomie derselben nur auf die Kaulomnatur hinweist.

In seinem Bestreben, alle vegetativen Organe der Asparageen als Achsengebilde auszulegen, gelangt Bernátsky endlich dahin, daß er auch die grundständigen Laubblätter einiger Asparageen für nichts anderes, als für terminale, die sympodiale Achse abschließende Kaulomgebilde erklärt. Die Arbeit Bernátskys ist nicht nur die Negation der Auslegungen aller bisherigen Forscher, sondern auch die Ableugnung von Fakten, an deren Stelle in der Arbeit nichts anderes geboten wird, als unlogische und unüberlegte Behauptungen. Wir werden noch Gelegenheit haben, im weiteren Verlaufe unserer Auseinandersetzungen auf die Arbeit Bernátskys einigemal zurückzukommen und deshalb lassen wir vorläufig an dieser Stelle von der weiteren Analyse seiner Ausführungen ab.

In seiner „Vergleichenden Morphologie“ (II. Teil) vom Jahre 1907 faßt Velenovský alle bisherigen Resultate seiner Forschungen über die Phyllokladien der Asparageen zusammen. Im Jahre 1908 publizierte L. Marcello eine Arbeit über die morphologische Bedeutung unserer Phyllokladien. („Sulla constituzione morfologica del cladodio presso le Asparagacee e specialmente pel genere *Ruscus*.“ Boll. Soc. Natur. Napoli XXII. (1908) 89–109.)

Die neueste Arbeit, welche die Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* behandelt, ist die Abhandlung Szafers aus dem Jahre 1910 („Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch“). Auch dieser Autor legt ebenso wie Bernátsky das meiste Gewicht auf die anatomische Struktur der Phyllokladien, behauptet aber, daß es Organe von Kaulomnatur seien. Die konvallarienartigen, grundständigen, flachen Gebilde von *Danaë* sind nach Szafer echte Laubblätter. Bis zu welchem Maße die Folgerungen Szafers berechtigt sind, wird gleichfalls im weiteren Verlaufe der vorliegenden Abhandlung zur Erörterung gelangen.

Bei unserer Analyse wollen wir nachstehenden Vorgang beobachten:

1. Es wird obenan auf die interessante Nervatur der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* verwiesen und werden dann für die morphologische Bedeutung wichtige Schlüsse daraus abgeleitet werden.
2. Hierauf werden Erklärungen einiger neuer, bei der Gattung *Ruscus* beobachteter Abnormitäten folgen und wird die Benutzung dieser Abnormitäten zur Auslegung der Kaulom- und Phyllomnatur der Phyllokladien erörtert werden.
3. Schließlich soll eine eingehende Revision der anatomischen Beobachtungen, welche von den einzelnen Autoren an Phyllokladien der Asparageen gemacht worden sind, dann die Diskussion darüber folgen, inwieweit die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien mit ihrer morphologischen Bedeutung übereinstimmen.

I. Die Nervatur der „Phyllokladien“.

Auffallend und charakteristisch für die morphologische Bedeutung der Phyllokladien von *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* ist schon die Nervatur dieser Gebilde selbst, die uns auch nur bei bloßer makroskopischer Untersuchung ihre Zusammensetzung andeutet. Die Nerven zeigen auf der Oberfläche des Organs und besonders des Blattes Stellen, wo die Gefäßbündel durchlaufen, und wenn wir dem Fortgang der Nerven nachgehen, können wir zugleich den Verlauf der Gefäßbündel verfolgen. Auf den besonderen Charakter der Nervatur der Phyllokladien der genannten Gattungen der Asparageen wurde bisher in der Literatur mit dem gebührenden Nachdruck nicht aufmerksam gemacht.

Ruscus Hypoglossum. Bei dieser Art, ebenso wie bei den übrigen zwei Vertretern der Gattung *Ruscus* fällt auf dem blütentragenden Phyllokladium (Abb. 1) markant ein besonders stark hervortretender Nerv (*a*) ins Auge, der durch die Mitte der unteren Hälfte des Phyllokladiums verläuft und deutlich etwa inmitten desselben mit einem Blütenstande in der Achsel der Stützbraktee (*d*) abschließt. An diesen Stellen ändern sich plötzlich die Verhältnisse. Der erwähnte Mittelnerv ist aus einem Zentralzylinder der Gefäßbündel gebildet, was wir später noch erklären werden und mündet in den terminalen Blütenstand. In die weitere Fortsetzung des Phyllokladiums einer- und in die Stützbraktee der Infloreszenz anderseits entsendet er zwei viel schwächere Nerven (*b*). Diese beiden Nerven kann man ganz gut auf den Rückseiten sowohl des Phyllokladiums als auch der Stützbraktee in der Fortsetzung des unteren starken Mittelnervs beobachten. Neben diesen Nerven sehen wir einige schwächere Nerven auf den beiden Gebilden und von diesen wieder auf jedem je zwei hervortreten (*c*), welche gleichmäßig dem Mittelnerv entlang durchlaufen und sich von den Mittelnerven nur wenig durch ihre Stärke unterscheiden.

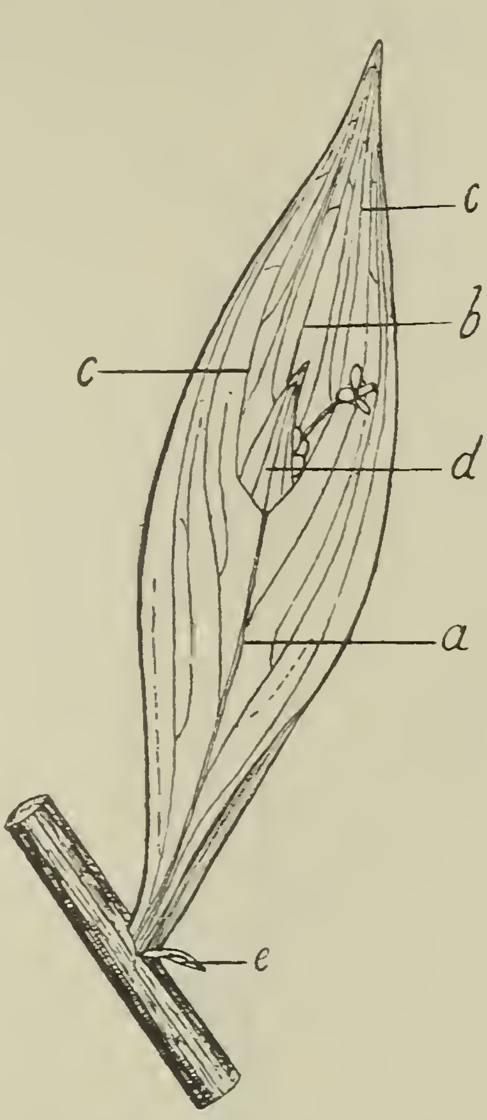


Abb. 1. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.
a Der von der Basis bis zu dem Blütenstand führende Mittelnerv. *b* Der mittlere, *c* der seitliche Nerv der vergrößerten und mit den Achsenflügeln zusammengewachsenen Stützbraktee. *d* Die seitenständige, den Blütenstand unterstützende Braktee. *e* Die schuppenartige Stützbraktee, aus deren Achsel das Phyllokladium hervorwächst.

Diese Übereinstimmung in der Nervatur der Stützbraktee und des oberen Teils des Phyllokladiums ist auffallend. **Bernátsky** beobachtete diese Nervatur, als das ganze Phyllokladium noch nicht entwickelt war, in einem Stadium, wo die beiden Teile (die Fortsetzung des Phyllokladiums und die Braktee) gleich groß waren, und fand, daß beide Organe durch ihre Nervatur sich sehr unterscheiden. („Der wichtigste Unterschied aber zeigt sich im Verlauf der Gefäßbündel, die als Nerven auch makroskopisch wahrnehmbar sind. In das Stützblatt treten aus dem Stengel drei voneinander unabhängige, unverzweigte »Nerven« ein, die mehr oder minder kurz vor der Blattspitze enden. — In das Phyllokladium tritt dagegen ein einziger Nerv ein, der sich innerhalb des Organs in Teile spaltet und bei der Spitze desselben wieder zusammenschließt.“)

Aber eine genaue Untersuchung eines zur vollkommenen Entwicklung gelangten Phyllokladiums, welche wir an sehr reichlichem Material vorgenommen haben, bestätigt die Beobachtungen Bernátskys keineswegs, denn es tritt, wie ich schon oben erwähnt habe, nicht bloß ein einziger Nerv in die Fortsetzung des Phyllokladiums, und dieser Nerv spaltet sich dann nicht etwa weiter, sondern wir können schon vom Anfang des Oberteils des Phyllokladiums an drei bedeutende Nerven, einen Mittel- und zwei Seitennerven, außer einigen schwächeren Nerven ebenso wie bei der gegenständigen Stützbraktee beobachten.

Es ist übrigens ein Fehler gewesen, daß Bernátsky seine Beobachtungen an einem jungen, noch nicht gehörig entwickelten Phyllokladium anstellte, da erst das erwachsene Phyllokladium durch seine so charakteristischen Anordnungen des Nervensystems eine vollkommen klare Ansicht bietet.

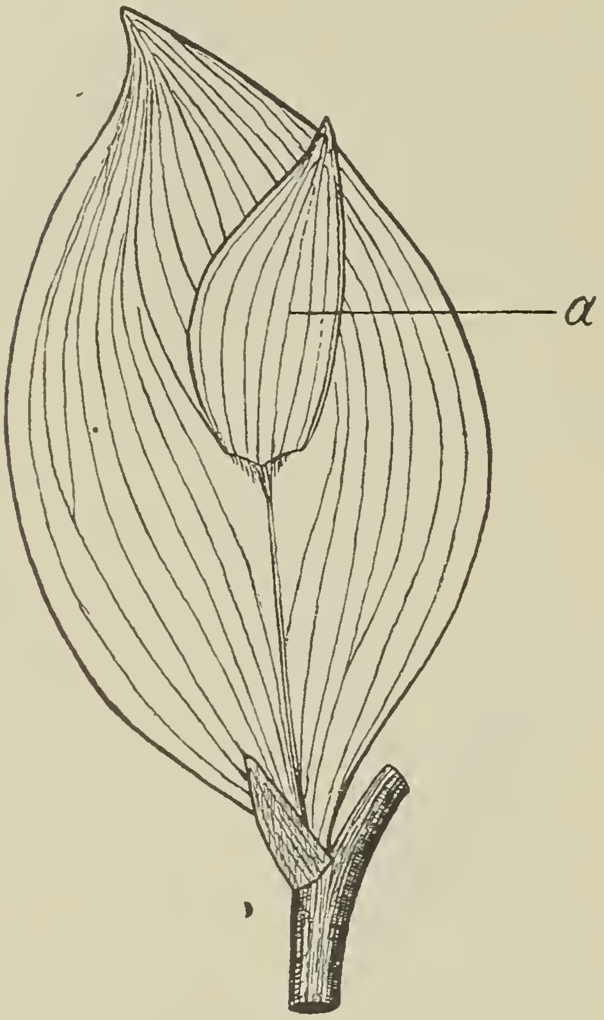


Abb. 2. Das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum* mit sehr stark entwickelter seitenständiger Stützbraktee.

Auch die zweite Beobachtung Bernátskys stimmt mit dem wirklichen Zustande nicht überein. Bernátsky behauptet nämlich, daß bloß ein einziger Nerv, der in das Phyllokladium einläuft, sich reichlich verzweigt und sich am Ende wieder zusammenschließt. Der Mittelnerv des oberen Teils des Phyllokladiums aber (und diesen meint er wahrscheinlich, ohne Rücksicht auf die beiden Seitennerven, welche selbständig vom Anfang an durchlaufen), verzweigt sich sehr wenig, da er ein, zwei, höchstens drei Seitenzweige entsendet. Dieser Mittelnerv setzt sich oft ohne Verzweigung bis in die Spitze des Organs fort. Wo sich dieser Nerv verzweigt, sind seine seitlichen Abzweigungen gewöhnlich sehr schwach, bei weitem nicht dieselbe Stärke erreichend, wie die hervortretenden Seitennerven. Oft verschwinden sie früher, bevor sie die Spitze des Phyllokladiums erreicht haben. Sie endigen in diesen Fällen ebenso vor der Blattspitze wie „die drei voneinander unabhängigen unverzweigten Nerven des Stützblattes."

Die Seitennerven schließen sich in der Spitze teils untereinander, teils mit dem Mittelnerv und den übrigen Nerven des Phyllokladiums zusammen. Einige schwächere zwischenstehende Nerven entspringen schon an der Basis des Oberteiles des Phyllokladiums, indem sie ihren Ursprung direkt an der Stelle haben, wo sich das Phyllokladium und die Stützbraktee teilen. Wir sehen hier im ganzen also einen ganz gewöhnlichen Typus der parallelen Nervatur der Liliaceen. Einzelne fast gleichlaufende Nerven sind durch Querspangen verbunden.

In die gegenständige Stützbraktee laufen bereits von der Insertion aus auch drei besonders deutliche Nerven und bei größeren Brakteen außerdem noch einige zwischenstehende schwächere Nerven. Dieser letztere Verlauf der Nerven ist sehr schön bei den Formen mit besonders großen Stützbrakteen zu beobachten (Abb. 2).

Und merkwürdig ist, daß der Mittelnerv mit den beiden Seitennerven und den schwächeren dazwischen befindlichen Nerven sich in der Spitze der Stützbraktee genau so zusammenschließt, wie die Nerven in der Spitze des Phyllokladiums. Nach Bernátsky ist der Abschluß eines jeden Nervs in der Stützbraktee selbständig und „ein derartiger Nervenverlauf ist für ein Stengelorgan undenkbar, dagegen für schwache Blattgebilde, besonders für monokotyle, geradezu typisch.“

Hätte aber Bernátsky mehrere Fälle untersucht und die Nervatur sorgfältig verfolgt, so wäre er zu ganz anderen Schlüssen gelangt. Nach seinen Voraussetzungen wäre ja diese Braktee auch eine Achse, es würde dann also eine blattartig erweiterte Achse auf einer anderen auch blattartig erweiterten Achse herauswachsen, weil die Nervatur beider Gebilde tatsächlich desselben Ursprungs, derselben Anordnung und auch von gleichem Wert ist. Das ist schon daraus ersichtlich, daß die beiden Seitennerven der beiden Organe ganz abgeteilt aus der Basis des Oberteiles vom Phyllokladium ebenso wie aus der Basis der Stützbraktee hervorgehen und in beiden Fällen in den Spitzen dieser Organe sich zusammenschließen.

In der Nähe der Seitennerven des Phyllokladiums hat wahrscheinlich das kongenitale Zusammenwachsen der vergrößerten Stützbraktee und der Flügel der blütentragenden Achse stattgefunden. Das ersehen wir am besten schon daraus, daß in abnormen Fällen wirklich beide Teile verschiedenen morphologischen Ursprungs sich in zwei selbständige Zipfel teilen. In einigen Fällen dann können wir beobachten, daß die Zipfel bei einem Nerv abgetrennt sind, bei dem zweiten aber ist eine ganz deutliche Naht wahrzunehmen, in welcher der Zusammenwuchs erfolgte. Diese Fälle sind übrigens bei *Ruscus Hypoglossum* sehr häufig.

Auch durch das Zusammenfließen einzelner Nerven in der Spitze des Phyllokladiums und in der Spitze der Stützbraktee ist die Nervatur der beiden Organe gleichartig. Und das Zusammenfließen der Nerven in der Spitze ist für monokotyle Laubblätter, namentlich für die Blätter einiger Liliaceen, keine Seltenheit. Doch darüber wird ausführlicher noch weiter unten gesprochen werden.

Beobachten wir nun aber auch die übrigen Nerven des blütentragenden Phyllokladiums. Aus einer einfachen, starken Basis laufen neben dem stark entwickelten Mittelnerv, der sich in seiner Länge in einige schwächere Nerven verzweigt, noch zwei stärkere Nerven, die sich in viele, weiterhin fast parallel durchlaufende Nerven spalten. Diese Spaltung können wir schon unweit oberhalb der Basis beobachten. Die schwächeren, durch die Spaltung entstandenen Nerven laufen bis zur Spitze des Phyllokladiums, wo sie mit den Nerven der vergrößerten und zusammengewachsenen Stützbraktee zusammenfließen. Es ist interessant, daß diese, von der Basis durchlaufenden Nerven, in einer großen Mehrheit der Fälle im Unterteile des Phyllokladiums unter einem, ziemlich kleinen Winkel zum starken Mittelnerv fortschreiten; an den Stellen aber, wo die kleine Stützbraktee ansitzt, neigen sie sich plötzlich ab und schreiten dann parallel mit den Nerven der zusammengewachsenen, vergrößerten Braktee fort. Diese ist mit seiner selbständigen Nervatur von den übrigen Partien des Phyllokladiums abgeschlossen und von dem Nervensystem des Unterteiles umgeben.

Daraus ersieht man, daß die Nervatur der vergrößerten Braktee von der Stelle aus, wo der Blütenstand sich befindet, einen eigenen, ganz abgetrennten Verlauf hat, also einem ganz selbständigen Organe — dem Blatte — angehört. Dieses Blatt, eigentlich eine vergrößerte Stützbraktee der Infloreszenz, wächst auf der Achse ebenso, wie das gegenständige, freie auch den Blütenstand unterstützende Deckblatt und wird von den Flügeln der Achse, auf der es hervorwächst, umfaßt. Diese Flügel zeigen ebenfalls ihre eigene Nervatur.

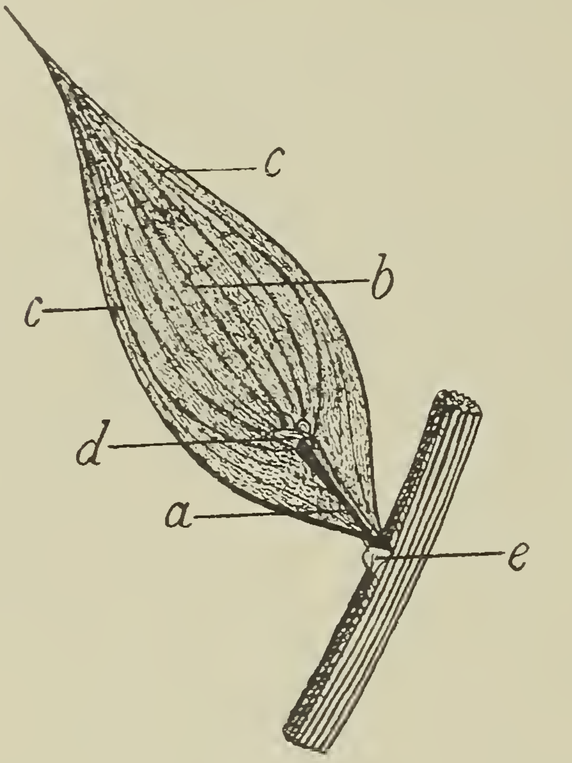


Abb. 3. Die blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*. Dieselbe Erklärung wie bei der Abb. 1.

Ruscus Hypophyllum. Die Nervatur des Phyllokladiums dieses Vertreters der Gattung *Ruscus* bietet uns ungefähr dasselbe Bild, wie die Nervatur der vorher angeführten Art. Ein starker Mittelnerv tritt in dem Unterteile des Phyllokladium bei *Ruscus Hypophyllum* viel mächtiger hervor, und der Mittelnerv des Oberteiles (des Blattes) entspricht, was seine Stärke anbelangt, fast vollkommen den beiden Seitennerven, die von der Stelle aus, wo die Stützbraktee sich hinsetzt, getrennt herauslaufen. Der Mittelnerv des oberen, blattartigen Teiles des Phyllokladiums entsendet in diesem Falle verhältnismäßig mehr Nebenzweige als derselbe Nerv bei *Ruscus Hypoglossum.*

Am markantesten treten diese interessanten Verhältnisse der Nervatur beim *Ruscus aculeatus* hervor. Auf der morphologischen Unterseite des Phyllokladiums, welches durch eine Umdrehung von 90° auf dem kurzen Blattstiele aus der horizontalen in die vertikale Lage überging, läuft ein einziger, gleichartiger Nerv von der Basis bis zur stachelförmigen Spitze. Auf der Oberseite des blattartigen Gebildes (Abb. 3) tritt sehr stark, etwa in dem unteren Drittel ein stark entwickelter Nerv (*a*) hervor, welcher mit dem

Blütenstand in der Achsel der skariösen (trockenhäutigen) Braktee (*d*) endigt. Dieser mächtige Nerv weist schon auf den ersten Blick auf seinen eigenen Achsenursprung hin.

Auf seinem ganzen Umkreise zeigt er eine deutliche Kantigkeit, welche bei allen Vertretern der Gattung *Ruscus,* namentlich bei *Ruscus aculeatus,* für die Achsen sehr charakteristisch ist. Diese Kantigkeit wird durch das Herablaufen der Nerven aus dem Oberteile des Phyllokladiums und der Stützbraktee bewirkt. Die Flügelartigkeit dieser Achse ist wohl dadurch zustande gekommen, daß zwei gegenständige, in der Ebene des Phyllokladiums liegende Kanten sich flügelartig ausbreiten und diese Flügel mit dem oberen Blatteile des Phyllokladiums zusammenwachsen. Der oben erwähnte Mittelnerv, welcher die ganze Länge des Phyllokladiums auf seiner unteren Seite hindurchläuft, ist nichts anderes, als ein Mittelnerv des Oberteiles blattartigen Ursprungs, der in der Gestalt einer Kante auf der Hinterseite der Blütenachse herabläuft.

Wir sehen also, daß der Unterteil des Phyllokladiums auch in dieser Beziehung den Charakter der Achsen von *Ruscus,* nämlich seine auffallende, eben durch das öftere Herablaufen bedingte Kantigkeit beibehält. Aus dem starken Mittelnerv, der auch auf dem Querschnitte die Achsenstruktur — das heißt einen Gefäßbündelzylinder — zeigt, treten an den Stellen, wo sich das Blütenbündel und die kleine, trockenhäutige Stützbraktee hinsetzt, zwei stärkere Seitennerven (*c*) und ein Mittelnerv (*b*) und zwischen ihnen einige parallele schwächere Nerven hervor. Diese Nerven sind am frischen Material nur durch die dunklere Färbung erkennbar, am trockenen rippenartig hervortretend.

Von Bedeutung sind die Verhältnisse des Nervensystems an den sterilen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* (Abb. 4). Hier finden wir nämlich oft auf der Oberseite einen sehr kurzen Nerv (*a*), welcher nicht einmal bis zum Drittel der Länge des Phyllokladiums reicht und dort plötzlich aufhört. Einer interessanten Erscheinung begegnete ich auch in abnormalen Fällen bei *Ruscus Hypoglossum* (Abb. 9), wo gleichfalls im Unterteile des sterilen Phyllokladiums ein hervorragender, aus der Basis auslaufender, schon im Drittel der ganzen Länge des Phyllokladiums endigender Mittelnerv (*a*) sichtbar ist, der sich an dieser Stelle in einige schwächere, dann selbständig werdende Nerven spaltete. Und was hier, bei *Ruscus Hypoglossum* nur Ausnahme war, ist bei *Ruscus aculeatus* fast eine regelmäßige Erscheinung.

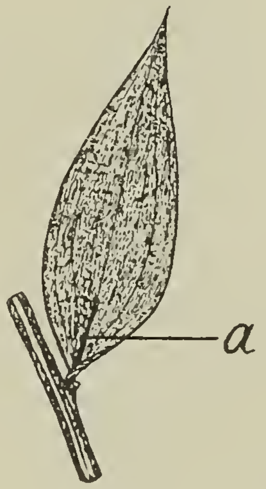


Abb. 4.
Das sterile Phyllokladium von *Ruscus aculeatus.*
a Der kurze von der Basis bis etwa zu dem Viertel der ganzen Länge des Phyllokladiums durchlaufende Nerv, durch welchen der Brachyblast bezeichnet ist.

Der bald aufhörende, stärkere Mittelnerv (*a*) zeigt uns in beiden Fällen die Spuren eines axillären, oder terminalen Kurztriebes (bei terminalen Phyllokladien), der mit einem terminalen Blatt verschmolzen ist. Die übrige Nervatur entspricht der Blattnervatur gänzlich und ähnelt vollkommen dem Nervensystem der stengelständigen Stützbrakteen, aus deren Achsel auf der Achse die Seitenzweige und Phyllokladien entspringen. Auf einem erwachsenen Exemplar werden diese Deckblätter trocken und fallen ab, wo sie aber früher als die ziemlich großen, durchsichtigen Phyllome entwickelt waren. Man kann auf diesen Stützbrakteen auch einen stärkeren Mittelnerv und einige Seitennerven beobachten, welche manchmal in der Spitze zusammenfließen. Es ist hier also eine Übereinstimmung mit den Organen, an deren Phyllomcharakter kein Zweifel obwalten kann.

Bei der Gattung *Danaë* müssen wir zweierlei Blattgebilde unterscheiden, nämlich grundständige, von Velenovský beschriebene und gezeichnete, konvallarienartige Blätter, und dann die sogen. Phyllokladien, welche auf den Stengeln aus den Achseln der schuppenartigen Stützbrakteen entspringen. Die Nervatur der laubartigen, grundständigen Gebilde bei *Danaë racemosa* hatte ich nicht Gelegenheit zu untersuchen. Nach Velenovskýs Beschreibung und Abbildung ist es klar, daß die Blattspreite dieses Blattes einen deutlich hervortretenden Mittelnerv mit zwei stärkeren seitlichen Nerven und zwischen ihnen eine Menge paralleler, feiner Nerven hat. Es ist unstreitig, daß diese Gebilde echte Laubblätter sind. Dies bewies Velenovský auch vom morphologischen Standpunkte, und verweise ich diesfalls auf die Arbeit des genannten Autors. Neuerlich konstatierte auch Szafer anatomisch die Übereinstimmung zwischen der inneren Struktur dieser Gebilde und anderer Blätter.

Die blattartigen Gebilde, die aus den Achseln der Stützbrakteen auf der Achse aus einem kurzen, kolbenartigen Gliede hervorwachsen, stimmen durch die Nervatur mit den grundständigen Laubblättern bis in die kleinsten Details überein, abgesehen von dem Blattstiel der konvallarienartigen grundständigen Laubblätter, der bei den Phyllokladien ganz reduziert vorhanden ist. Diese sogenannten Phyllokladien entspringen aus einem kurzen, gelenkartigen Glied, das (und mit ihm auch das ganze Phyllokladium) eine Verdrehung aus der horizontalen in die vertikale Lage erfährt. Es wird in der Literatur angeführt, daß alle Nerven dieses Phyllokladiums gleich stark seien. Nach Čelakovský (l. c.) hat die Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë* keinen hervorragenden Mittelnerv, und keine zwei stärkeren Seitennerven. Daraus deduziert Čelakovský, daß die Ähnlichkeit der Blattspreite der grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter mit der Blattspreite des Phyllokladiums keine Übereinstimmung involvierc, weshalb Čelakovský auch keine Überzeugung von der morphologischen Identität beider Organe gewinnen konnte.

Am frischen Material scheinen alle Nerven des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* gleich stark zu sein und unterscheiden sich dieselben daher auch voneinander im Ganzen nicht. Wenn indessen die Phyllokladien halbwegs trocken werden, so treten die Nerven viel deutlicher hervor. Dann erst sehen wir oft, daß der Mittelnerv der stärkste ist und daß auf seinen beiden Seiten je ein bedeutender Nerv sich befindet. Zwischen diesen erwähnten Nerven und auch auf ihren Seiten kann man eine Menge von schwächeren Nebennerven beobachten. Diese Nervatur tritt am besten an der Spitze einiger Phyllokladien in Erscheinung. Auf einem Exemplar von *Danaë racemosa* aus dem botanischen Garten der böhmischen Universität fand ich allgemein Phyllokladien (Abb. 5), auf denen schon im frischen Zustande ein starker Mittelnerv (*d*) und zwei deutliche Seitennerven (*e*) auftraten, so daß diese Blattspreite dieser Phyllokladien durchweg eine Übereinstimmung mit der Spreite der grundständigen, von Velenovský gezeichneten konvallarienartigen Laubblätter zeigt.

Aus diesem Falle ist nun die Unstichhaltigkeit der Ausführungen Čelakovskýs dargetan. Bezüglich der Übereinstimmung des Nervensystems dieser beiden Gebilde kann kein Zweifel mehr auftauchen und weist diese Übereinstimmung auch auf ihren morphologisch gleichen Wert hin.

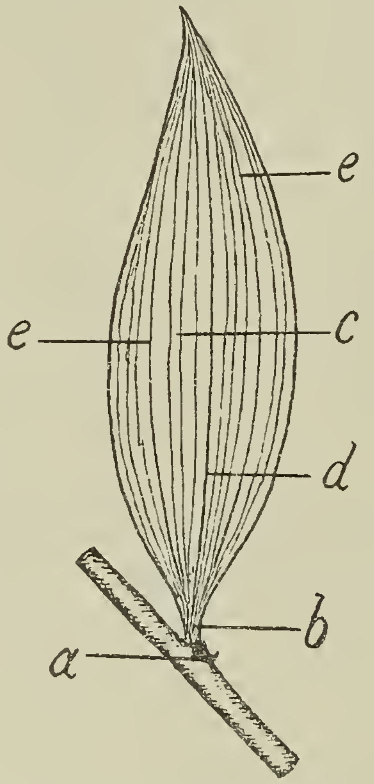


Abb. 5. Das Phyllokladium von *Danaë racemosa*. *a* Die Stützbraktee des Phyllokladiums. *b* Das gelenkartige Glied. *c* Die Blattspreite des Phyllokladiums. *d* Der Mittelnerv. *e* Die zwei hervorragenden Seitennerven.

Kompliziertere Verhältnisse der Nervatur finden wir bei der kanarischen Art *Semele androgyna*. Die Phyllokladien sitzen hier mit einer plötzlich verschmälerten Basis auf, aus welch letzterer in den meisten Fällen zwei starke deutliche Nerven auslaufen, welche evident dieselbe Bedeutung haben wie die im Unterteile der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* durchlaufenden Mittelnerven. Die Übereinstimmung liegt auch darin, daß diese Nerven bei *Semele* in die Blütenbündel ebenso einmünden wie der starke Mittelnerv bei *Ruscus*. Aber hier, bei *Semele androgyna*, zweigt sich aus dem Nerv unterhalb jeder Infloreszenz ein zum weiteren Blütenstand fortschreitender Zweig ab, und dies wiederholt sich sovielmal, wieviel Blütenbündel auf dem Rande des Phyllokladiums vorkommen. Manchmal geht schon von der Basis aus noch ein Mittelnerv ab, der mit einem Blütenstande auf der Fläche des Phyllokladiums endigt, also dasselbe, was wir bei *Ruscus* gesehen haben. Oberhalb dieses in der Fläche des Phyllokladiums gestellten Blütenbündels und auch oberhalb der letzten Infloreszenzen sind keine hervortretenden Rippen mehr zu erblicken. Zwischen den bereits beschriebenen Rippennerven verläuft eine Masse von parallelen, schwächeren Nervillen, die mit sehr dünnen Verzweigungen untereinander anastomosieren.

Außer den blütentragenden Phyllokladien kommen bei *Semele androgyna* auch sterile Phyllokladien vor, die keine starken, rippenartigen Nerven zeigen. Diese sterilen Phyllokladien (Abb. 13) stimmen im ganzen mit den immer steril bleibenden blattartigen Gebilden von *Danaë racemosa* bis auf den Umstand überein, daß sie bei *Semele* viel größer als bei *Danaë* sind. Ihre Nervatur ist mit der Nervatur der Monokotyllaubblätter gleichartig. Die Nervatur der grundständigen Laubblätter, welche an die konvallarienartigen Laubblätter von *Danaë* erinnert, ist mit der Nervatur der achsenständigen Phyllokladien vollkommen identisch, worüber uns das von Braun beobachtete und in der Arbeit Reinkes abgebildete Exemplar Anfschluß geben könnte. Die Nervatur der Phyllokladien von *Semele androgyna* weist ebenfalls auf die Blattnatur dieser Organe hin, da sie durchaus der Nervatur der grundständigen Laubblätter, an deren Phyllomnatur kein Zweifel besteht, gleich kommt.

Um mir darüber Gewißheit zu verschaffen, wie sich die Nerven der Laubblätter der nahe verwandten Liliaceengattungen verhalten, nahm ich eine ganze Reihe von vergleichenden Beobachtungen vor, wozu ich das Material aus dem Herbarium des botanischen Instituts der böhmischen Universität in Prag benutzte. Das Trockenmaterial zeigt uns die Nervatur immer bedeutend besser als das frische, wie schon oben erwähnt wurde. Es ist evident, daß die Nervatur des Oberteils des blütentragenden Phyllokladiums von *Ruscus* und *Semele* und die Nervatur der sterilen Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* sich durchaus nicht anders als die Nervatur der Laubblätter der verwandten Gattungen verhält, und daß sie also für den blattartigen Ursprung jener Partien, eventuell auch ganzer Phyllokladien spricht.

Die Unstichhaltigkeit des von Bernátsky behaupteten bedeutendsten Unterschieds zwischen der Stützbraktee und dem Oberteil des Phyllokladiums von *Ruscus Hypoglossum* wurde schon oben hervorgehoben. Auch das zweite von Bernátsky angeführte Argument, nämlich das Zusammenfließen der Nerven in der Spitze des Phyllokladiums, kann nicht als schwerwiegend genug für den Achsenursprung dieses Gebildes anerkannt werden, denn das Zusammenfließen der Nerven am Ende der Blattspreite ist eine bei allen verwandten Gattungen ganz gewöhnliche Erscheinung, höchstens vielleicht nur etwas weniger auffallend.

Die Nervatur der Blätter einiger Liliaceen, namentlich diejenige von *Smilax, Convallaria, Majanthemum, Streptopus, Polygonatum* u. a. ist insgesamt dermaßen ausgebildet, daß die Nerven, welche bis in die Spitze der Blattspreite verlaufen, dort ebenso zusammenfließen wie die Nerven auf dem Phyllokladiums der Gattung *Ruscus*. In die Augen fallend ist dieses Merkmal vor allem bei den Gattungen *Convallaria* und *Smilax*. Trotzdem wird gewiß niemand behaupten, daß diese Laubblätter keine Blätter sind, und daß ihre Nervatur aus einem auseinander getretenen Zentralzylinder der Gefäßbündel gebildet sei, obgleich sie sich in der Spitze zusammenschließt.

Aus all dem ist nun nur die Schlußfolgerung gerechtfertigt, daß die Nervatur der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* mit der Nervatur der Laubblätter der nahe verwandten Gattungen übereinstimmt und daß es hier gar keine Abweichung gibt, welche gegen ihren, zum größten Teil auf die Phyllomnatur hinweisenden Ursprung sprechen würde.

II. Einige neue morphologische Beiträge.

Zum richtigen Verständnis der morphologischen Bedeutung der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* haben zum größten Teil einige morphologische Abnormitäten, welche Velenovský beobachtet und auch richtig erklärt hat, beigetragen, so daß sie jedermann einen klaren Einblick in den morphologischen Wert dieser Organe gewähren müssen.

Čelakovskýs Abnormitäten, welche hauptsächlich bloß die (diesem Autor zufolge „dichotomische") Teilung der Phyllokladien betreffen, sind fast bedeutungslos, weil die Teilung der vegetativen Pflanzenorgane sehr häufig vorkommt und diese Fälle bloße Teilungsstadien darstellen. Außerdem ist Celakovskýs Erklärung dieser Erscheinungen überflüssigerweise sehr kompliziert, da man sich dieselben durch bloße Teilung sehr einfach und ohne alle Künstelei auslegen kann. Celakovskýs Deutung der terminalen Phyllokladien bei *Ruscus aculeatus*, welche diesem Autor zufolge aus fünf Gliedern zusammengesetzt sein sollen (auf Grund der Spaltung und des Herablaufens der terminalen sterilen Phyllokladien), ist gleichfalls so gekünstelt und unnatürlich, daß sie schon deshalb unhaltbar erscheint. Celakovskýs Abnormitäten und seine Deutungen derselben haben also in unsere Frage kein Licht gebracht, sondern die ganze Sache eher noch mehr kompliziert und verdunkelt.

Hingegen sind die von Velenovský gefundenen abnormen Fälle so klar und ist ihre Erklärung so einfach und verständlich, daß es jedermann, der nur ein wenig guten Willen hat, sich überzeugen zu lassen, zum einzig möglichen und richtigen Begreifen der Sache genügen muß. Interessant ist, daß die Resultate, zu denen Velenovský im Jahre 1892 auf Grund der Vergleichung der Verhältnisse an der Blütentraube der Gattung *Danaë* und an dem axillären Blütenbündel am Phyllokladium von *Ruscus* theoretisch gelangte, durch Abnormitäten bestätigt worden sind. Auf Grund seiner Vergleichungen gelangte Velenovský zu der Überzeugung, daß jede Blüte im Blütenstande der Gattung *Danaë* der ersten Blüte der Ruscuswickel entspricht und daß die adossierte Braktee von *Danaė* dem Phyllokladium (namentlich in seinem Oberteil) der Gattung *Ruscus* gleichwertig ist. Und diese Meinung wurde geradezu glänzend durch einige lehrreiche Funde von Abnormitäten bestätigt, welche Velenovský in seiner Arbeit vom Jahre 1903 publiziert hat und welche in dessen „Vergleichende Morphologie" übernommen wurden.

Die von Velenovský verzeichneten Abnormitäten sind folgende: Ein Phyllokladium bei *Ruscus Hypoglossum* ist am Ende in zwei Zipfel geteilt und in der Gabel dieser Teilung sehen wir zwei gegenüberstehende, vollkommen übereinstimmende Brakteen. Im andern Fall schneiden sich die beiden Brakteen von beiden Zipfeln des Phyllokladiums ab, wodurch ihr selbständiger Ursprung zutage tritt. Außerdem finden wir noch eine Menge von Übergangsgebilden vor. Diese Fälle (hierbei verweise ich auf die erwähnte Arbeit Velenovskýs) sprechen so deutlich, daß es wahrlich für die Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* überhaupt keiner weiteren Beweise bedarf.

Trotz alledem aber stoßen wir, und dazu gerade in den neuesten Arbeiten, auf Irrtümer, namentlich was die eben erwähnten Beweisführungen Velenovskýs betrifft. So lesen wir zum Beispiel in Wettsteins „Handbuch der systematischen Botanik“ im Absatz *Asparagoideae:* „Mehrere Gattungen sind durch reduzierte Laubblätter und in ihren Achseln auftretende Phyllokladien ausgezeichnet, so *Asparagus* . . ., *Ruscus* . . ., *Myrsiphyllum asparagoides, Danaë, Semele.* Die Morphologie dieser Phyllokladien ist noch nicht in allen Details aufgeklärt; Velenovský vertritt noch in neuester Zeit ihre Blattnatur; ob einzelne dieser Phyllokladien nicht bloß im unteren Teile Achsengebilde, im oberen Teile Blätter sind, bedarf der Untersuchung.“

Wer aber in die Arbeit Velenovskýs Einsicht nimmt, der muß sofort erkennen, daß zwischen den Behauptungen Velenovskýs bezüglich der einzelnen Gattungen der Asparageen und dem, was in Wettsteins Handbuch darüber gesagt wird, keine Übereinstimmung herrscht; Velenovský behauptet doch nicht, daß bei allen von Wettstein aufgezählten Gattungen und Arten der Asparageen die vegetativen, als Phyllokladien bezeichneten Organe blattartigen Ursprungs sind, sondern er erklärt ganz entschieden die nadelartigen vegetativen Gebilde der Gattung *Asparagus* und die blattförmig erweiterten Phyllokladien der Gattung *Myrsiphyllum* für echte Phyllokladien, also für Kaulomgebilde. Außerdem weist Velenovský nach, daß eben die Phyllokladien von *Ruscus* im unteren Teile Kaulom- und im oberen Teile Phyllomcharakter besitzen; die diesbezügliche Behauptung Wettsteins ist deshalb gegenstandslos. Was Wettstein über die erwähnte Arbeit Velenovskýs anführt, erweist sich als eine gänzliche Verkennung dessen, was Velenovský tatsächlich geschrieben hat. Hätte Wettstein nur das Resumé der Arbeit Velenovskýs gelesen (Beihefte z. Botan. Centralbl. XV. p. 267) — und das hätte er doch gewiß bei der Verfassung seines Lehrbuches tun sollen —, so hätte sein Urteil ganz anders lauten müssen und wäre die durch diese Unrichtigkeit verursachte Konfusion vermieden worden.

Bei der Untersuchung von Exemplaren der Gattung *Ruscus* aus dem Prager botanischen Garten gelang es mir, einige neue abnorme Fälle der Phyllokladien zu finden, die durchweg die Richtigkeit der Ausführungen Velenovskýs bestätigen. Außerdem fand ich auch wiederholt mehrere von den von Velenovsky bereits beschriebenen Abnormitäten.

An erster Stelle will ich hier einen der auffallendsten Fälle (Abb. 6) berühren. Auf einer jungen, zeitig im Frühling aufgesprossenen und noch nicht holzig gewordenen Achse (*a*) von *Ruscus Hypoglossum* ragt aus der Achsel des großen schuppenartigen Blattes (*b*) ein großes Phyllokladium empor, das von allen übrigen auf derselben Achse herausgewachsenen Phyllokladien in hohem Maße abweicht. An diesem Phyllokladium kann man deutlich zwei Teile unterscheiden. Der Unterteil (*c*) ist in der Form eines ovalen Gebildes entwickelt, welches auf einer Seite ein wenig abgeplattet ist und dort einen schmalen Flügel bildet. Dieser schmale, beim Hindurchsehen deutlich sichtbare Flügel verschmälert sich hinauf, so daß wir an der Stelle, wo der Oberteil aufsitzt, eine deutliche Einschnürung erblicken. Es ist sofort ersichtlich, daß es sich hier um eine Achse handelt, die aus der Blattachsel auf dem Stengel entspringt und welche auf einer Seite die, wenngleich nur sehr schwach prononzierte Tendenz äußert, sich mit Flügeln zu versehen.

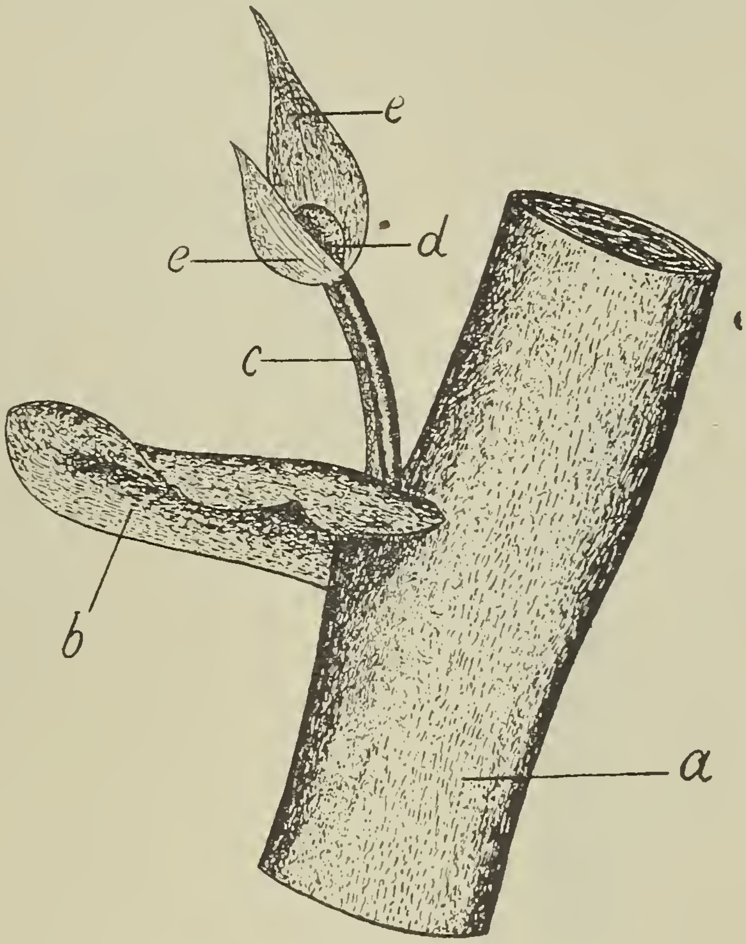


Abb. 6. Ein abnormes junges Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum.*

a Der Stengel. *b* Die das Phyllokladium unterstützende Braktee. *c* Die blütentragende, durch die Blütenknospe *d* abgeschlossene axilläre Achse. *e* Die gegenständigen, die Knospe unterstützenden Stützbrakteen.

Diese deutliche Achse trägt an ihrem Ende eine, durch die Lupe, ja sogar mit dem bloßen Auge wahrnehmbare und durch zwei gegenüberstehende Stützbrakteen *(e)* unterstützte Knospe *(d)* des künftigen Blütenstandes In der Nervatur, Farbe und Form sind diese beiden Brakteen fast gleich, höchstens kann man sagen, daß die eine Braktee mit einer, etwas mehr vorgezogenen Spitze als die zweite, gegenständige Braktee (die auch etwas kleiner ist), endigt. Die Vergleichung ergibt, daß die beiden Brakteen ganz homolog sind, sowohl durch ihre Eigenschaften, als auch vermöge ihrer Stellung. Die übrigen jungen Phyllokladien, die auf dieser Achse entsprießen, sind ganz regelmäßig und unterscheiden sich von den erwachsenen Phyllokladien nur durch ihre Größe. Die

Nervatur beider Brakteen in unserem abnormen Falle besteht aus einem einzigen stärkeren Mittelnerv und zwei beiderseits situierten Seitennerven.

Dieser Fall zeigt uns, wie etwa die ursprünglichen blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* ausgesehen haben mögen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung fährt die axilläre, blütentragende Achse im Ansetzen von Flügeln fort, was in unserem Falle nur schwach angedeutet ist und fließt schließlich mit einer der Stützbraktee zusammen, welche sich vergrößert, während die zweite, als schwächeres Organ zugleich mit dem Blütenstande zur Seite verdrängt wird, so daß es den Anschein hat, als ob sie aus der Fläche des Phyllokladiums entspränge. Übrigens sind bekanntlich die Fälle von scheinbar seitwärts entspringenden Organen, in Folge einer Verdrängung durch ein anderes, sich stärker entwickelndes Gebilde, im Pflanzenreiche keine Seltenheit.

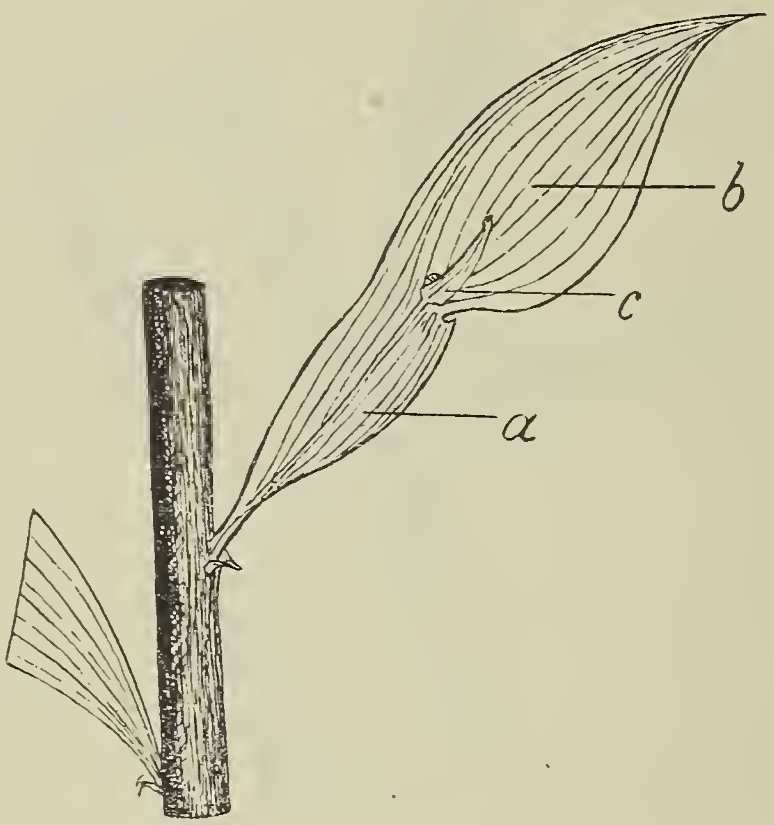


Abb. 7. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum.*
a Flügelartig erweiterte blütentragende Achse. *b* Die vergrößerte, auf einer Seite mit einem Flügel der unteren Achse zusammengeflossene Stützbraktee.
c Die kleine gegenständige Stützbraktee.

Außerdem fand ich an *Ruscus Hypoglossum* eine Menge von Übergangsfällen zwischen dem extremen, eben beschriebenen Phyllokladium einer- und den normalen Phyllokladien anderseits. Oft finden wir auch Phyllokladien (Abb. 7), welche auf einer Seite ganz normal entwickelt sind, wogegen auf der andern Seite der Unterteil des Phyllokladiums (von der Basis bis zum Blütenstande) nur ein wenig beflügelt, und oben an der Stelle, wo die Stützbraktee aufsitzt, deutlich eingeschnürt ist. Im ganzen ist dieser Fall von jenem des abnormalen Phyllokladiums auf der jungen Achse nicht verschieden, doch nähert er sich mehr dem normalen Typus der Phyllokladien. Daß es sich hier etwa um eine mechanische Störung handeln würde, ist ganz ausgeschlossen, weil wir die Einschnürung immer an derselben Stelle finden und die Nervatur ununterbrochen durchläuft, also die ganze Entwicklung des Phyllokladiums zu dieser Form hinzielte.

Diese Abnormitäten stellen eine ganze genetische Reihe dar, in welcher die Entwicklung des Phyllokladiums vor sich ging, und sprechen dieselben insgesamt für den Kaulomursprung des Unterteiles und Phyllomursprung des Oberteiles des Phyllokladiums.

Ein sehr interessanter Fall ist auch der (Abb. 8), wo der eine Flügel der Achse auf einer Seite des Phyllokladiums mit der vergrößerten, in die Fortsetzung der Achse sich stellenden Stützbraktee (*b*) zusammenfließt, wogegen der zweite Flügel sich in der Mitte des Phyllokladiums allmählich verengt und statt mit der zweiten Seite der vergrößerten Braktee sich mit der kleinen gegenständigen Stützbraktee (*c*) verbindet, die sich auch an dieser Seite bedeutend verbreitert. Die große Braktee ist auf der freien Seite vollkommen selbständig entwickelt, indem sie ein selbständiges Blattgebilde darstellt. Die Stelle, wo auf der anderen Seite des Phyllokladiums der Achsenflügel mit der vergrößerten Braktee zusammenfloß, ist durch eine stark hervorragende Naht (*d*) kennbar. Dieser Umstand beweist, daß beide Brakteen, die eine vergrößerte, in die Fortsetzung der Achse sich stellende, und die andre kleine

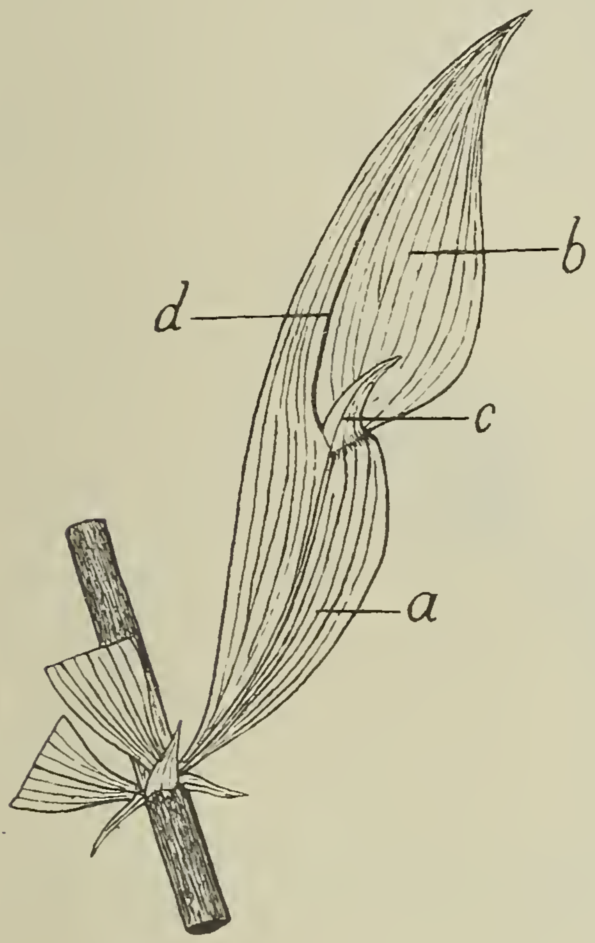


Abb. 8. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.

a Die flügelartig erweiterte blütentragende Achse, die auf einer Seite mit der vergrößerten, *b* auf der anderen mit der kleinen *c* Stützbraktee zusammenfließt. *d* Die stark hervorragende Naht.

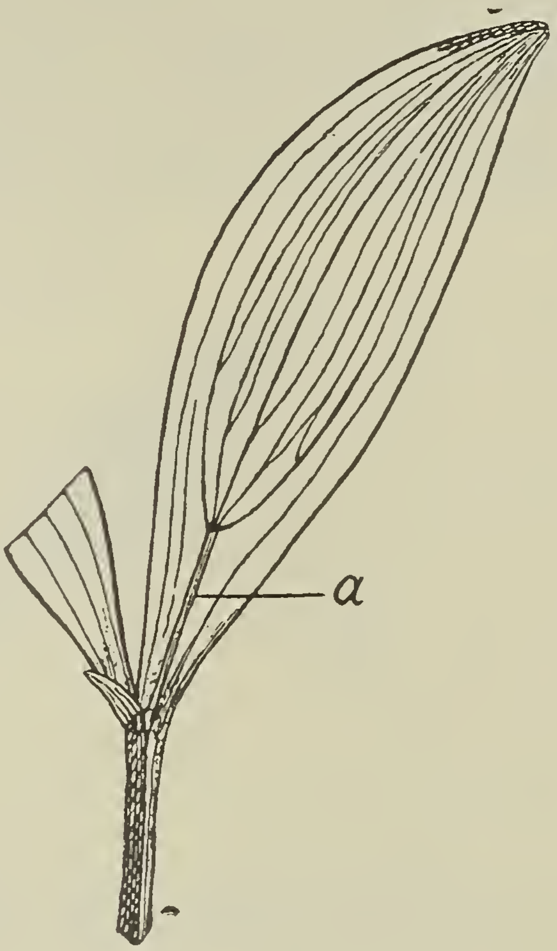


Abb. 9. Ein abnormes steriles Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum*.

a Der starke Mittelnerv, durch welchen der basale Kurztrieb bezeichnet ist.

seitenständige ganz homologe Gebilde sind, und wenn also die kleinere von ihnen Phyllomnatur hat, so ist auch die Fortsetzung des Phyllokladiums von derselben Beschaffenheit, weil sie mit Rücksicht auf den flügelartigen Unterteil vollständig gleich ist.

In einem abnormen, schon oben erwähnten Falle (s. die Nervatur) fand ich die Bestätigung der hier gegebenen Auslegung der terminalen Phyllokladien der Gattung *Ruscus*. In diesem Falle (Abb. 9) trat bei *Ruscus Hypoglossum* die Achse in das Endphyllokladium in Gestalt eines starken Nervs *(a)* hinein, welcher etwa ein Viertel der ganzen Länge des Phyllokladiums in seinem unteren Teile durchlief. Dann aber verschwindet dieser auffallende Nerv, ganz ähnlich dem starken Nerv, welcher von der Basis des blütentragenden Phyllokladiums bis zu seiner Infloreszenz und der kleinen Stützbraktee hinstrebt, um mit einem schwachen Mittelnerv und zwei Seitennerven fortzusetzen. Zwischen diesen befanden sich noch einige schwächere Nerven. Bei der anatomischen Untersuchung fand ich im starken, sich von der Basis des Phyllokladiums fortsetzenden Mittelnerv einen Zentralzylinder von Gefäßbündeln, also ein anatomisches Kennzeichen der Achse, wogegen die übrigen, heraustretenden Nerven des Oberteiles des Phyllokladiums durch einfache Gefäßbündel gebildet werden. In diesem Falle war also der flügelartig erweiterte Kurztrieb noch durch ein terminales Blatt deutlich abgeschlossen, während er in normalen Fällen mit dem letzteren ohne Spur zusammenfließt.

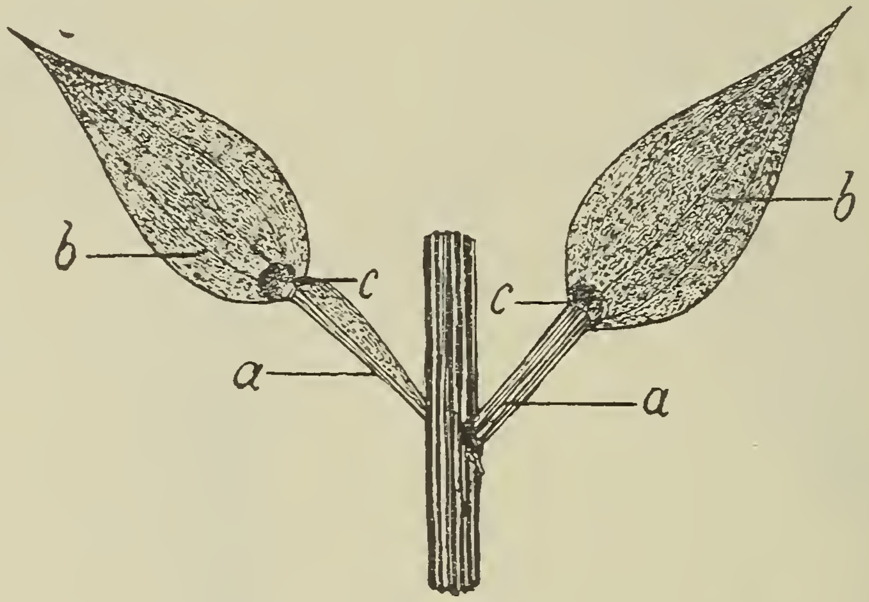


Abb. 10. Zwei abnorme Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*.
a Die blütentragende Achse. *b* Die vergrößerten selbständigen Stützbrakteen.
c Die kleinen schuppenartigen, den großen gegenüberstehenden Brakteen.

Beim *Ruscus aculeatus* treffen wir oft abnorme Fälle von blütentragenden Phyllokladien, bei denen eine selbständige Achse zu bemerken ist, die eben ein Blütenbündel und ein laubblattförmiges Gebilde tragen, welches aber erst oberhalb des Blütenbündels anfängt und dem eine gegenständige, trockenhäutige Stützbraktee gegenüber steht.

Diese Fälle sind im ganzen den früher schon beschriebenen Abnormitäten bei *Ruscus Hypoglossum* analog, und auch hier können wir eine ganze genetische Reihe zusammenstellen, nach welcher die Entwicklung des ursprünglich in die Achse und eine Stützbraktee differenzierten Phyllokladiums vor sich ging.

Die extremste Abnormität wird durch die in Abb. 10 abgebildete dargestellt. Auf dem Seitenzweige eines Exemplars von *Ruscus aculeatus* fand ich zwei sonderbar geformte Phyllokladien. Auf einem Zweige aus der Achsel eines Schuppenblattes erscheint eines von diesen Phyllokladien als ein Gebilde, welches in seiner unteren Partie in der Form einer stark rippenartigen Achse *(a)* entwickelt ist, die vollständig mit den Zweigen und mit dem Hauptstengel übereinstimmt. Bei dem zweiten Phyllokladium ist diese Achse *(a)* auf einer Seite etwas erweitert, woraus zu ersehen ist, daß die Flügelbildung bei der Gattung *Ruscus* ein allgemeines Merkmal ist. Dieser unbedeutende Flügel setzt sich bis zum Ende der Achse fort, wo das Blütenbündel zwischen beiden Stützbrakteen aufsitzt, von denen die eine *(b)* stark entwickelt, lederartig und die andere *(c)* trockenhäutig ist. Der erwähnte Flügel übergeht dann aber nicht auf das starke blattartige Gebilde, sondern endigt selbständig. Ebenso ist auch der Anfang des blattartig entwickelten Oberteiles selbständig.

Dieser Fall an sich, geradeso wie der Fall, bei welchem das Phyllokladium auf dem jungen Stengel von *Ruscus Hypoglossum* gleichermaßen in eine selbständige Achse und eine Braktee differenziert war, ergibt die beste Erklärung der Zusammensetzung des Phyllokladiums von *Ruscus aculeatus*.

Durch die weitere Entwicklung wird die blütentragende Achse immer mehr flügelartig, die Flügel verschmelzen mit der einen vergrößerten Stützbraktee in ein homogenes Gebilde und die Resultante ist das Phyllokladium in der Form, wie es gewöhnlich zu sehen ist. Es gibt auch hier eine ganze Reihe von Übergängen von dem abnormen Falle, den wir gerade beschrieben haben, bis zur normalen Form des Phyllokladiums.

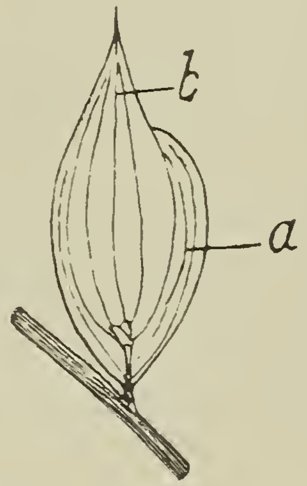


Abb. 11. Ein abnormes Phyllokladium von *Ruscus aculeatus*.

a Der an die Spitze nicht heranreichende Achsenflügel. *b* Die vergrößerte teilweise freie Stützbraktee.

Daß die Achsenflügel selbständige Gebilde sind, welche sich erst sekundär mit der vergrößerten Stützbraktee verbanden und mit ihr zusammengeflossen sind, beweist die Abnormität, welche in der Abb. 11 abgebildet ist. Auf der einen Seite dieses abnormen Phyllokladiums bemerken wir von der Insertion selbst bis etwa zu zwei Dritteln der Länge ganz normale Verhältnisse. Ungefähr im letzten Drittel der Länge aber endigt plötzlich ein Streif des Phyllokladiums *(a)*, der durch seine Nervatur darauf hinweist, daß er ein flügelartig erweiterter Teil der Achse ist, während in die Spitze hinauf bloß die vergrößerte Stützbraktee *(b)* der Infloreszenz fortsetzt, welche übrigens vom Flügel durch eine hervortretende Rippe abgetrennt ist. Hierdurch wird es nun klar gelegt, was zur Achse und was zur Braktee gehört.

Einigermaßen komplizierter erweist sich der in Fig. 12 abgebildete abnorme Fall. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, wächst auf dem Seitenzweige *(A)* von *Ruscus aculeatus* ein terminales, merkwürdiges Gebilde auf, welches ganz identisch mit den dreikieligen Endphyllokladien ist, denen Čelakovský seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet hat und die sonst bei *Ruscus aculeatus* recht häufig vorkommen. Bei näherer Untersuchung wird man bald gewahr, daß auf demselben Zweige noch zwei, fast gegenständige Phyllokladien *(b)* in einer Ebene mit der Fläche des dreikieligen Gebildes sich befinden. Den eigentlichen Abschluß dieses Zweiges bildet aber nicht das dreikielige Phyllokladium, sondern eine Blütenknospe *(d)* in der Achsel einer häutigen Stützbraktee.

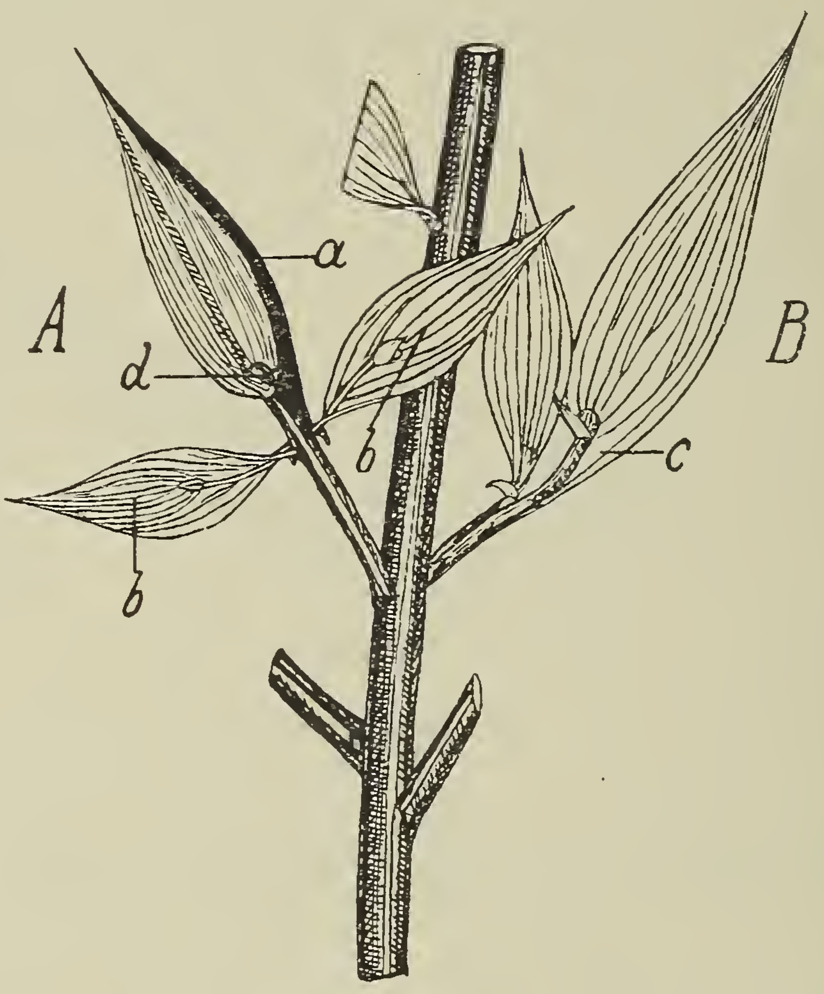


Abb. 12. Abnorme Phyllokladien von *Ruscus aculeatus*.

A Das blütentragende Phyllokladium mit stark entwickeltem Kiel *a*. *b* Zwei fast gegenständige Phyllokladien, welche die Entwicklung der seitlichen Achsenflügel verhinderten. *d* Die Blütenknospe.
B Das blütentragende Phyllokladium mit dem nur auf einer Seite entwickelten Achsenflügel *c*.

Bei der Ansicht von vorn, wo die trockenhäutige Braktee aufsitzt, ist diese Gestaltung vollkommen mit den oben bei *Ruscus aculeatus* beschriebenen Fällen identisch. Die deutliche Achse ist mit dem terminalen Blütenbündel in der Achsel zweier Stützbrakteen abgeschlossen, von denen eine stark, die andere aber in der Gestalt trockenhäutiger Schuppe entwickelt erscheint. Wenn wir die Hinterseite dieses merkwürdigen Phyllokladiums ansehen, so bemerken wir dort einen kräftigen Kiel *(a)*, der durch die ganze Länge dieses Gebildes hindurch — und teilweise auch auf der Achse herabläuft, wie aus der Abbildung zu ersehen ist.

Die Aufklärung dieser Abnormität ist ganz einfach. Statt der Seitenflügel, die sich deshalb nicht entwickelt haben, weil ihnen bei der Entwicklung jene zwei, fast gegenständigen Phyllokladien *(b)* im Wege waren, erweiterte sich die Achse flügelartig nur auf der einen, freien Seite, und der so entstandene Flügel wuchs mit der vergrößerten Stützbraktee des Phyllokladiums auf seiner Hinterseite zusammen, wodurch sich der Kiel bildete. Diese Erklärung wird desgleichen durch den in unserer Abbildung auf dem gegenüberstehenden kleinen Zweige dargestellten Fall *(B)* bekräftigt. Dieses Zweiglein ist auch mit einer Blütenkospe in der Achsel einer trockenhäutigen Stützbraktee abgeschlossen und trägt nur ein seitenständiges Phyllokladium, während das andere, gegenständige hier ebenso wie im vorigen Fall nicht zur Entwicklung gelangt ist. Und tatsächlich sehen wir, daß die vergrößerte Stützbraktee auf der Seite, wo das seitenständige Phyllokladium aufsitzt, nicht herabläuft, auf der anderen, freien Seite sich hingegen sofort ein Flügel *(c)* entwickelt, der mit der Stützbraktee verschmilzt. Im vorher angeführten Falle konnten sich die Flügel aus dem Grunde nicht entwickeln, weil die seitenständigen Phyllokladien am kleinen Zweige beiderseits vorhanden waren und als Ersatz hiefür trat der in diesem Fall erwähnte Kiel in Erscheinung.

Sämtliche hier beschriebenen Abnormitäten sprechen also zu gunsten der vorher erörterten Anschauung, derzufolge die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* als zusammengesetzte, und zwar teilweise aus einer Kaulom- und teilweise aus einer Phyllompartie bestehende Organe aufzufassen sind.

III. Resultate der anatomischen Untersuchung.

Die anatomische Struktur der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* ist schon vielmal beschrieben worden, die Resultate dieser Untersuchungen stimmen aber nicht überein. Nach einigen weist die anatomische Zusammensetzung der Phyllokladien auf ihren Achsenursprung hin, nach anderen wieder ist die anatomische Struktur derselben derartig, daß sie teilweise auf einen Kaulom- teilweise auf einen Phyllomursprung hinweisen. Und auch in dieser Beziehung sind die verschiedenen Standpunkte noch nicht zur Stabilisierung gelangt.

Duval-Jouve und Van Tieghem erklären, daß die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* der anatomischen Struktur der Phyllomgebilde, und in gewissen Partien auch der anatomischen Struktur der Kaulomgebilde entsprechen, weswegen ihnen wenigstens teilweise ein Phyllomcharakter zugesprochen werden dürfte.

Čelakovský in seiner Arbeit übernimmt die anatomischen Tatsachen Duval-Jouves und Van Tieghems. Er selbst hat sich mit dem besonderen Studium der anatomischen Struktur unserer

Phyllokladien nicht befaßt, aber weil er von einem ganz anderem Standpunkte ausgeht, macht er gegen die Auslegungen der genannten französischen Autoren einige Einwendungen.

In der Arbeit Reinkes finden wir eine richtige Schilderung der anatomischen Verhältnisse der vegetativen Organe unserer Asparageen, die im großen und ganzen mit den Deutungen Duval-Jouves und Van Tieghems in Einklang stehen. Reinke aber zieht aus den anatomischen Verhältnissen der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* für ihre morphologische Bedeutung keine besonderen Folgerungen. Er hält sie zwar für Organe von Achsenursprung, verweist aber oft darauf, daß sie der anatomischen Struktur zufolge, sich wie Blätter zu verhalten scheinen.

Die neuesten Arbeiten Bernátskys und Szafers, die eben das größte Gewicht auf die anatomische Zusammensetzung der Phyllokladien legen, stellen sich auf einen vollkommen entgegengesetzten Standpunkt. In den beiden angeführten Arbeiten beweisen deren Autoren, nämlich Bernátsky an den Phyllokladien von *Ruscus,* Szafer an den Phyllokladien von *Danaë*, daß dieselben wahre Achsengebilde seien.

Indem wir die anatomischen Verhältnisse der genannten Gattungen dem sorgfältigsten Studium unterziehen, sind wir bestrebt, sicher zu stellen, wie sich die Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* anatomisch verhalten und inwiefern ihre anatomische Struktur mit der morphologischen Bedeutung (in dem Sinne, wie sie Velenovský auf Grund seiner theoretischen Voraussetzungen und einiger Abnormitäten aufgeklärt hat) übereinstimmt. Es handelt sich hier also durchaus nicht um einen anatomischen Beweis, der die Auslegung Velenovskýs zu bestätigen hätte, sondern nur um den Hinweis auf die Übereinstimmung, respektive Nichtübereinstimmung der morphologischen Bedeutung und anatomischen Zusammensetzung der vegetativen Organe von *Ruscus, Danaë* und *Semele.*

Die Hauptfehler der Arbeiten Bernátskys und Szafers liegen gerade darin, daß die genannten Autoren die vollständige Übereinstimmung der morphologischen und anatomischen Verhältnisse voraussetzen. Und ebenso irrtümlich ist die Behauptung, daß es hier die anatomischen Details seien, welche das erste Wort haben.

Entschieden unrichtig ist auch der Vorgang beider Autoren, wenn sie über bewiesene morphologische Tatsachen und über die darauf basierten Deduktionen mit Stillschweigen hinweggehen. Diese Fakten hätten sie zunächst widerlegen und erst dann an die anatomische Analyse herantreten sollen, was gewiß einen viel größeren Wert für unsere Thema hätte, als alle anatomischen Details. Wir glauben übrigens, daß ein Versuch ihrerseits, die morphologischen Tatsachen zu widerlegen, sie zur Überzeugung führen müßte, daß sowohl die Tatsachen als auch die auf ihnen aufgebaute Theorie richtig sind.

Ein andrer Grund liegt auch in der Unkenntnis der Grundregeln der vergleichenden Morphologie. Davon legt zum Beispiel

Bernátskys Ansicht Zeugnis ab, „daß die anatomische Struktur nicht das Entgegengesetzte dessen beweisen kann, was morphologisch klargelegt ist; die anatomischen Ergebnisse müssen sich mit den morphologischen decken.“ Diese Behauptung ist durch gar nichts begründet, sie ist im Gegenteil in der Literatur schon unzähligemal widerlegt worden und legt Zeugnis von geringer Orientierung des Autors in der wissenschaftlichen Morphologie ab. Die Anatomie kann doch nicht über die morphologische Bedeutung des betreffenden Organs entscheiden, die Pflanze versorgt ja ihre Organe eben mit denjenigen Geweben, welche zur ersprießlichen Versehung ihrer Lebensfunktionen notwendig sind.

Man könnte hiefür eine große Menge von Gründen anführen, was aber aus dem Rahmen dieser Abhandlung heraustreten würde. Ich verweise deshalb in dieser Beziehung auf die Lehrbücher der vergleichenden Pflanzenmorphologie.

Allerdings kann man nicht leugnen, daß manchmal Übereinstimmungen zwischen der morphologischen Bedeutung mancher Organe und zwischen ihrer anatomischen Zusammensetzung vorkommen. Geradeso finden wir manchmal auch anatomische Merkmale, welche allgemein für eine einzelne verwandte Pflanzengruppe im System Geltung haben. Und doch wird es niemand, der die Pflanzensystematik vernünftig auffaßt, einfallen zu behaupten, daß die anatomischen Merkmale ein allgemein wichtiges oder etwa gar das wichtigste Kriterium der Pflanzensystematik bieten. Das können nur Anfänger behaupten, denen die primitivsten Kenntnisse der Pflanzenmorphologie und der wissenschaftlichen Systematik abgehen.

Fälle, wo die anatomischen Merkmale für die Morphologie und Systematik von Bedeutung sind, gibt es verhältnismäßig ziemlich wenige. Es ist also unrichtig, sie zu verallgemeinern und aus ihnen allgemein geltende Konklusionen zu ziehen. Sehr gut erfassen den Wert der anatomischen Verhältnisse in der Pflanzensystematik Velenovskýs Worte: „Wenn wir also bei der Abschätzung der systematischen und morphologischen Beziehungen anatomische Merkmale benutzen wollen, so müssen wir dieselben immer in die zweite Reihe stellen, d. h. so, daß sie niemals entscheidend sind.“ Die Richtigkeit dieser Worte läßt sich durch hunderte von Beispielen nachweisen, die in jedem größeren Lehrbuch der Systematik oder der wissenschaftlichen Morphologie nachgelesen werden können. Als ein kleines Beispiel sei hier der gemeine *Juncus communis* angeführt, bei welchem der Blütenstengel unterhalb der Infloreszenz ganz bestimmt Achsenbeschaffenheit hat, während die oberhalb der Infloreszenz sich befindende und mit der unteren Stengelpartie äußerlich sowie anatomisch vollkommen zusammenfließende und gleiche scheinbare Stengelbeendigung dem terminal gestellten Hochblatte angehört.

Ein großer, der bisherigen anatomischen Untersuchung der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* anhaftender

Übelstand ist der Mangel an richtigen Abbildungen, die doch schon an und für sich die beste Anschauung von der Sache zu bieten vermöchten. Um diesem Mangel abzuhelfen, sind der vorliegenden Abhandlung Abbildungen der betreffenden anatomischen Querschnitte beigefügt worden. Diese Bilder wurden nach Schnitten von einem sehr reichhaltigen frischen Material hergestellt.

Sehen wir nun zu, welche anatomischen Verhältnisse in den Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele* vorhanden sind.

A. **Danaë racemosa.**

Danaë racemosa liefert uns den Schlüssel zum Verständnisse der anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien bei den Gattungen *Semele* und *Ruscus*. Bei *Danaë racemosa* sind eben auf den Phyllokladien noch die den Kaulom- und Phyllom-Ursprung zeigenden Partien deutlich erhalten und auch anatomisch differenziert. Deshalb sei eben *Danaë* in erster Reihe angeführt und diese Art als Ausgangspunkt für die weitere anatomische Erforschung der verwandten Gattungen gewählt. Die Phyllokladien von *Danaë racemosa* behalten am meisten die anatomische Beschaffenheit der Laubblätter, was auch von Szafer[1]) anerkannt wird, der allerdings hierbei von dem Standpunkte ausgeht, daß diese laubartigen, vegetativen Organe von *Danaë* Achsengebilde seien, die sich die Form und Funktion der Blätter anzunehmen bemühen. *Semele* und *Ruscus* weisen schon einige scheinbare Abweichungen auf, die aber auf Grund der Vergleichung mit den Verhältnissen bei *Danaë racemosa* leicht und gut zu erklären sind.

Die Achsen der Gattung *Danaë* (Taf. II, Fig. 1) bieten keinerlei Abweichungen von dem normalen Typus der anatomischen Zusammensetzung der monokotylen Achsen. Unter der Epidermis (*a*) bemerken wir auf dem Querschnitte einige Schichten von Zellen (*b*), welche teils die Funktion des Assimilationsgewebes, teils jene des Schwammgewebes verrichten. Unter diesen Zellen, näher zur Mitte, sehen wir größere, dünnwandige und chlorophyllose Zellen, welche als Wassergewebe fungieren. Durch die Mitte der Achse geht dann ein starker Zentralzylinder von Gefäßbündeln hindurch. Die einzelnen Gefäßbündel (*d*) sind in demselben in verschiedener Zahl vorhanden und im sklerenchymatischen Gewebe (*c*), das sich auf der Peripherie aus kleineren und dickwandigen Zellen zusammensetzt, unregelmäßig zerstreut; in der Mitte geht das Sklerenchymgewebe in größere, ebenfalls runde, aber verhältnismäßig dünnwandigere Zellen über. Einzelne Gefäßbündel (*d*) sind durch ihre Xyleme durchweg der Mitte zu und durch ihre Phloëme nach auswärts hin orientiert. An der Oberfläche bemerken wir auf den Achsen von *Danaë racemosa* eine schon makroskopisch kennbare Kantigkeit. Diese Kantigkeit ist besonders auf den kleinen Seitenzweigen auffallend, die aus der Achsel der kantigen, bald abfallenden Deckblätter auf dem Hauptstengel hervorkommen.

---

[1]) „. . . so müssen wir zugeben, daß die Phyllokladien von *Danaë racemosa* anatomisch und physiologisch sich viel mehr dem Blattypus nähern als die Phyllokladien der zwei genannten Ruscusarten.“ Szafer, l. c.

Gewöhnlich kann man zwei gegenüberstehende Kanten beobachten, die von den Stützbrakteen der Phyllokladien herablaufen. Die Zweikantigkeit ist dadurch zustande gekommen, daß die Phyllokladien auf den Zweigen und auf dem Stengel zweireihig zusammengestellt sind und die Stützbraktee eines jeden mit einer charakteristischen Kante in der Fortsetzung des Mittelnervs herabläuft. Auf dem Querschnitte zeigen sich diese zwei Kanten als zwei gegenüberstehende Kiele.

In der Achsel der schuppenartigen Deckblätter wachsen im unteren Teile des Hauptstengels Seitenzweige, im oberen Teile dann die Phyllokladien. Der ganze Stengel ist mit einem einzigen Phyllokladium abgeschlossen, das an der Basis auch von einer Braktee geschützt wird. Der Vegetationsscheitel des Stengels verkümmert und das letzte Phyllokladium stellt sich in die Fortsetzung der Achse derart, daß es den Anschein hat, als ob es selbst terminal wäre. Die Seitenzweige verhalten sich ebenso wie der Hauptstengel in seinem Oberteile.

Betrachten wir nun eingehend ein Phyllokladium (Abb. 5). Dasselbe sitzt an der Achse in einer Achsel der Stützbraktee (*a*) mittelst eines auf den ersten Blick deutlich erkennbaren Gliedes (*b*). Dieses Glied ist vom übrigen Phyllokladium (*c*) durch eine Art von Hälschen abgeteilt, welches durch ein dunkelgrünes Streifchen gekennzeichnet ist. Dieses Streifchen zieht sich um das ganze Glied auf seinem oberen Ende herum und zeigt uns deutlich, wo die weitere abgeplattete Partie des Phyllokladiums beginnt.

Machen wir nun einen Querschnitt durch dieses Glied, und zwar nahe oberhalb seiner Insertion am Stengel (Taf. IX, Fig. 2), so finden wir im Mikroskope, daß er dasselbe Bild darbietet, welches wir auf dem Achsenquerschnitte gesehen haben. Der einzige Unterschied besteht darin, daß das Glied dorsiventral abgeflacht ist und daß sein Querschnitt also nicht rundlich, sondern in einer Richtung und zwar transversal verlängert erscheint. Unter der Epidermis (*a*) finden wir die gleichen Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes, sowie auch große Wasserzellen (*b*), wie wir sie auf dem Stengelquerschnitte gesehen haben. Unter diesem Gewebe befindet sich ein sehr charakteristischer Zentralzylinder der Gefäßbündel (*d*), welcher in ein gerade solches dickwandiges, sklerenchymatisches Gewebe (*c*) wie der Zentralzylinder in der Achse, eingebettet ist. Der ganze Zentralzylinder der Gefäßbündel ist abgeplattet und transversal in der Richtung der größten Breite des Gliedes in die Länge gezogen. Einzelne Gefäßbündel (*d*) des Zentralzylinders erhalten im ganzen eine Orientierung ihrer Komponenten zur Längsachse des Gliedes. Auf der oberen, der Achse zugewendeten Seite sind die einzelnen Gefäßbündel gewöhnlich schwächer entwickelt, doch sind sie durch ihre Xyleme den anderen gegenüberstehenden Gefäßbündeln zugewendet.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir es in diesem Falle mit den anatomischen Kennzeichen eines Achsengebildes, in einer solchen Gestalt, wie wir sie schon früher auf dem Querschnitte der Achse sahen, zu tun haben. Die Gefäßbündel sind eben so angeordnet und orientiert wie in den Stengeln. Der einzige Unterschied gegenüber den Gefäßbündeln in der Achse liegt darin, daß das ganze Organ dorsiventral abgeflacht erscheint, wodurch auch die anscheinend etwas abweichende Anordnung und Entwicklung der Gefäßbündel bedingt ist. —

Wenn wir weiter fortschreiten und die Querschnitte immer höher hinauf auf dem Gliede machen, so sehen wir, daß die einzelnen anatomischen Komponenten stets dieselben sind. Der Zentralzylinder der Gefäßbündel verflacht sich aber fortwährend und allmählich. Zugleich bemerken wir, daß die einzelnen Gefäßbündel auf der dem Stengel zugewendeten Seite allmählich schwächer werden und daß auch ihre Anzahl mit der steigenden Höhe der Schnitte abnimmt. Endlich zeigt sich auf dem, dicht unter der Stelle, wo das gelenkartige Glied in eine flache Blattspreite des Phyllokladiums übergeht, geführten Querschnitte die Anordnung der Gefäßbündel im Zentralzylinder in der Form, wie wir sie in der Taf. IX, Fig. 3 erblicken. Der Zentralzylinder ist in dieser Höhe schon bedeutend abgeplattet. Sein Charakter ist indessen ganz derselbe wie an der Basis des Gliedes. Die einzelnen Gefäßbündel *(d)* auf der, vom Stengel abgewendeten Seite haben etwa die gleiche Stärke, wie jene an der Basis des Gliedes, und kommen auch annähernd in gleicher Anzahl vor. Auf der Gegenseite sind die Gefäßbündel in minderer Zahl vorhanden und auch viel schwächer, als auf der anderen Seite.

Wenn wir noch höher schneiden, so finden wir, daß die Gefäßbündel, welche durch ihre Phloëme zur morphologischen Oberseite des Gliedes orientiert sind, noch schwächer werden, bis sie allmählich verschwinden. Es muß noch bemerkt werden, daß der mächtige Zylinder des sklerenchymatischen Gewebes *(c)* der ganzen Länge des Gliedes nach bis zur Stelle wo die laubartig erweiterte Blattspreite des Phyllokladiums beginnt, vollständig erhalten ist.

Führen wir nun einen Schnitt (Taf. IX, Fig. 4) durch das Phyllokladium dicht oberhalb der Stelle, wo die Blattspreite dem Gliede aufsitzt. Der Verlauf der Gefäßbündel an diesen Stellen ist von dem, den wir am Gliede bemerkt haben, ganz verschieden. Von dem verflachten, charakteristisch einheitlichen Zentralzylinder der Gefäßbündel ist gar keine Spur mehr. Alle Gefäßbündel *(d)*, die diese Partie des Phyllokladiums durchlaufen, sind selbständig, und jedes ist von einer eigenen, sklerenchymatischen Scheide *(c)* umgeben. Die Orientierung der einzelnen Gefäßbündel mit Rücksicht auf die Achse, auf der das Phyllokladium aufwächst, ist folgende:

Die Xyleme aller Bündel sind der morphologische Oberseite des Phyllokladiums und hiermit zugleich der Achse zugewendet, die Phloëme von der Achse abgewendet. Alle Gefäßbündel sind also bilateral in gleicher Richtung orientiert. Die übrigen anatomischen Komponenten des Phyllokladiums sind an diesen Stellen fast vollkommen gleichartig, so, wie sie im Gliede entwickelt waren. Es ist hier eine ähnliche Anordnung der Epidermis *(a)* und der einzelnen Zellenschichten *(b)* unter der Oberhaut wie dort. Der Hauptunterschied, wonach wir augenblicklich erkennen, daß dieser Durchschnitt nicht vom Gliede herrührt, offenbart sich dadurch, daß der von einem mächtig entwickelten, sklerenchymatischen Gewebe umgebene zusammenhängende Zentralzylinder der Gefäßbündel vollständig verschwunden, und durch einfache, selbständige in einer Reihe stehende Gefäßbündel ersetzt ist.

Auf den sukzessiv weiter zur Spitze des Phyllokladiums gemachten Querschnitten (Taf. IX, Fig. 5) bemerken wir, daß die einzelnen Gefäßbündel *(d)* stets auseinandergehen, dabei aber doch dieselbe Orientierung beibehalten, geradeso, wie auf der Basis der laubartigen Blattspreite des Phyllokladiums (d. h. oberhalb des Gliedes).

In den meisten Fällen ist das mittlere Gefäßbündel am stärksten entwickelt. Zu seinen beiden Seiten ist je ein Gefäßbündel situiert. Diese seitenständigen Gefäßbündel kommen, was ihre Größe anbelangt, dem in der Mitte des Phyllokladiums befindlichen Bündel nahe. Zwischen diesen stärksten Gefäßbündeln, die auch auf der Oberfläche manchmal als drei Hauptnerven auftreten, (siehe die Partie, welche die Nervatur behandelt), laufen einige, ein wenig schwächere, parallele Gefäßbündel hindurch. Alle Bündel sind bilateral orientiert, indem ihre Xyleme zur Oberseite des Phyllokladiums und die Phloëme zur Unterseite hinzielen. Die Zusammensetzung der übrigen Gewebe in der flachen, laubartigen Partie des Phyllokladiums ist folgende: Unter der Epidermis *(a)* sind einige Schichten von sattgrünen Assimilationszellen *(c)* zu beiden Seiten des Phyllokladiums. Durch die Mitte laufen eine oder zwei Schichten großer, farbloser, dünnwandiger Wasserzellen hindurch. Die nähere Beschreibung der Gewebe der Phyllokladien wäre überflüssig. Eine ausführliche Beschreibung findet der Leser in der Arbeit Reinkes.

Vergleichen wir nun unsere Abbildungen der Querschnitte durch die Phyllokladien von *Danaë racemosa,* sowie auch ihre Erklärung mit den Abbildungen und der Erklärung Szafers. Wir sehen da sofort einen grundsätzlichen Unterschied. Hier ist es nötig, den von Szafer in seiner Abbildung (Fig. 7) dargestellten Fall zu erklären. Diese Abbildung Szafers ist von unserem (in dieser Arbeit nach einem Durchschnitte, der etwa an derselben Stelle gemacht worden ist) gezeichneten Bilde gänzlich abweichend. Wie sollen wir uns diese Nichtübereinstimmung der Abbildungen erklären? Die Antwort ist nicht schwierig. Szafers Abbildung ist wahrscheinlich auf Grund eines, nahe oberhalb des Gliedes des Phyllokladiums geführten Querschnittes hergestellt, und da ist es nun Szafer zufällig passiert, daß er in der einen Hälfte das Glied, in der anderen aber die blattartige Spreite des Phyllokladiums durchschnitten hat. Dann kann man sich allerdings den Verlauf der Gefäßbündel so, wie er in der Abbildung Szafers gezeichnet ist, vorstellen. Auf den ersten Blick muß ja jedermann, der Szafers Abbildung ansieht, die von uns gegebene Erklärung dieses Falles plausibel erscheinen. Es kann allerdings nicht wundernehmen, daß Szafer so etwas zustieß. Es ist das eine ganz natürliche Sache, welche einem jeden passieren kann, der einen Querschnitt durch das Phyllokladium von *Danaë racemosa* möglichst nahe oberhalb der Stelle, wo das gelenkartige Glied in die flache Blattspreite des Phyllokladiums übergeht, machen will, wenn er nicht sehr vorsichtig vorgeht.

Der blattartige Teil des Phyllokladiums sitzt nämlich auf dem Gliede nicht in einer präzisen Gerade, sondern fast immer in einem mäßigen kleinen, gewöhnlich hierauf ausgewölbten Bogen. Dieses Glied fällt also gewissermaßen in die Blattspreite hinein. Davon kann man sich am besten überzeugen, wenn man das Phyllokladium abreißt. Es ist interessant, daß sich das ganze Phyllokladium samt dem Gliede niemals abreißen läßt, sondern daß die flache Blattspreite sich von dem Gliede, und zwar genau an der Stelle, welche durch einen dunkelgrünen Streifen gekennzeichnet ist, selbständig abtrennt. Auf diese Weise gewinnen wir die absolute Sicherheit, wo sich das Glied, welches am Stengel übrigbleibt, und wo sich die flache Blattspreite des Phyllokladiums befindet.

Wenn wir dann durch das weggerissene Phyllokladium auf seiner Basis einen Schnitt führen, so bekommen wir immer ein solches Bild, wie es in der vorliegenden Arbeit gezeichnet ist. Szafer aber hat das Phyllokladium im ganzen durchgeschnitten und man kann sich also nicht wundern, daß er teilweise das Glied und teilweise die flache Blattspreite auf ihrer Basis getroffen hat. Seine Abbildung liefert einen Beleg dafür.

Ein sehr wichtiges Moment für die Bedeutung und für die Zusammensetzung der Phyllokladien von *Danaë racemosa* ist eben die erwähnte Art der Abtrennung des Phyllokladiums von der Achse, eigentlich besser gesagt vom basalen Gliede. Das läßt sich einesteils durch das obenerwähnte Abreißen des Phyllokladiums, andernteils auch dadurch beweisen, daß auf derselben Stelle, also auf der Grenze des Gliedes und der Blattspreite, beim Abfallen die Abtrennung des Phyllokladiums ebenfalls erfolgt. Die alten trocken gewordenen Phyllokladien, fallen nämlich selbst bei ganz schwacher Berührung an der Stelle, die wir eben angedeutet haben, ab. Das ist ein sehr wichtiger Umstand, denn er liefert den besten Beweis, daß das Phyllokladium von *Danaë racemosa* kein homogenes Gebilde vorstellt, sondern daß es ein aus zwei Teilen von verschiedener morphologischer Bedeutung zusammengesetztes Organ ist. Es ist sonderbar, daß dieser bei den Phyllokladien der Gattung *Danaė* so charakteristischen Erscheinung bisher in der Literatur keine Aufmerksamkeit geschenkt worden ist.

In der übrigens sehr schönen und synthetischen Arbeit Reinkes finden wir keine Erwähnung von diesem abweichenden Verhalten des gelenkartigen Gliedes und der laubartigen Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa.* In seiner Beschreibung der anatomischen Struktur der Phyllokladien verweist Reinke nicht darauf. Er gelangte aber dennoch zu dem Resultate, daß sich das Phyllokladium der Gattung *Danaë* infolge seiner Zusammensetzung und der Orientierung der Gefäßbündel wie ein Blatt verhält, was am besten seine eigenen Worte bezeugen: „In den Gefäßbündeln liegt das Xylem auf der dem Stengel zugekehrten, das Phloëm auf der dem Stengel abgekehrten Seite der Cladodien, so daß auch in dieser Hinsicht ein Cladodium sich wie ein Blatt zu verhalten scheint.“

Die Erklärung des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* ist nunmehr auf Grund dessen, was wir hier angeführt haben, ganz klar und leicht. Das Glied stellt unzweifelhaft eine axilläre, allerdings verkürzte Achse, also einen Kurztrieb (Brachyblast) dar. Mit dieser Auffassung des Gliedes stimmen auch die anatomischen Verhältnisse überein, was schon ausführlich erläutert worden ist. Als wenn auch verkürztes Seitenästchen steht das Glied mit der Mutterachse in einer festen Verbindung, welches die Laubblätter tragen soll. Hier sind diese Laubblätter aber auf ein einziges terminales Blatt reduziert, das sich in die Fortsetzung des axillären Kurztriebes stellt. Mit dieser Deutung der blattartig verbreiteten Spreite des Phyllokladiums stimmen wieder alle anatomischen Merkmale überein.

Aus alledem, was hier über die Phyllokladien von *Danaë racemosa* gesagt worden ist, geht hervor, daß kein Zweifel mehr an der Richtigkeit der Auslegung dieser Phyllokladien im Sinne Velenovskýs bestehen kann. Die anatomischen Verhältnisse decken sich in diesem Falle genau mit der Aufklärung des eben genannten Forschers und weisen uns den Weg zur Deutung der anatomischen Zusammensetzung der Phyllokladien bei den zwei anderen Gattungen unserer Asparageen, d. h. den Gattungen *Semele* und *Ruscus*.

Auch bezüglich der grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter von *Danaë racemosa* kann kein Zweifel darüber sein, daß es echte, wirkliche Blätter sind. Mit dieser morphologischen Auffassung dieser grundständigen Gebilde stimmen auch ihre anatomischen Merkmale überein, weshalb auch Szafer gegen Bernátsky und zwar auf Grund der anatomischen Merkmale diese Gebilde für echte Blätter erklärt.

Schließlich lassen sich diese Folgerungen schon im voraus erwarten und können wir zu denselben schon in Anbetracht der Erwägung gelangen, warum die Pflanze sich zuerst der Blätter entledigen und sie dann durch andere Organe ersetzen sollte, die dieselbe Form, dieselbe Größe und dieselbe anatomische Struktur wie die ursprünglichen abortierten Blätter haben. Von diesen abortierten Stengelblättern müßten wir ganz bestimmt voraussetzen, daß sie den grundständigen konvallarienartigen Laubblättern ähneln, wie sie bis jetzt noch manchmal auf der Pflanze vorkommen. Ihre Übereinstimmung mit den „Phyllokladien“ ist absolut, wie schon in mehrfacher Beziehung bewiesen wurde, und ist deshalb jeglicher Zweifel hier ausgeschlossen.

Empfehlenswert wäre es, wenn man Exemplare von *Danaë racemosa* noch recht fleißig untersuchen und in der Suche nach Abnormitäten fortfahren würde. Abnorme Fälle an den Phyllokladien der Gattung *Danaë* sind zwar sehr selten, aber es dürfte bei anhaltendem Eifer doch wohl glücken, einige neue zu finden, die einen weiteren Beleg für die morphologische Bedeutung dieser sonderbaren Organe bilden würden.

Noch einige Worte über das System und die Form der Spaltöffnungen auf dem Phyllokladium von *Danaë racemosa*, auf deren Bedeutung Szafer verweist. In dem Vorkommen und der Anordnung der Spaltöffnungen auf den Phyllokladien der Gattung *Danaë* herrscht eine große Mannigfaltigkeit. Dennoch ist es aber möglich, die Neigung dazu zu konstatieren, daß die Zahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite der Phyllokladien eine womöglich beschränkte ist. Die Bedeutung dieser Erscheinung ist ganz klar. Es ist damit bloß die teilweise Bilateralität der Phyllokladien von *Danaë racemosa* bezeichnet, worin aber kein Moment, welches gegen die Phyllomnatur dieser Phyllokladien sprechen würde, erblickt werden kann. Schließlich haben auch alle verwandten Liliaceen zumeist die Spaltöffnungen bloß auf der Unterseite des Blattes. Daß auf der Oberseite der Phyllokladien von *Danaë racemosa* die Spaltöffnungen in geringerer Anzahl erscheinen, könnte man durch den Schutz gegen allzugroße Insolation erklären. Freilich ist dies bloß eine Vermutung. Inwiefern diese Umstände einigen Wert für die morphologische Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Danaë* haben, wäre noch sicherzustellen.

B. **Semele androgyna.**

Diese kanarische Art der Asparageen kann man, was die sterilen Phyllokladien betrifft, für einen Übergangstypus zwischen den Gattungen *Danaë* und *Ruscus* halten. Auch hier können wir noch eine gewisse Selbständigkeit des axillären Brachyblasts und der blattartig erweiterten Blattspreite des Phyllokladiums bemerken, allerdings aber nicht mehr in dem Maße, als es bei *Danaë racemosa* der Fall ist. Die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* (Abb. 13) sind bei weitem größer als jene der Gattung *Danaë* und ihnen habituell ganz ähnlich. Sie sitzen ebenfalls in den Achseln der häutigen Stützbrakteen auf der Achse und stellen sich in zwei flach ausgebreitete Reihen. Am Stengel sitzen sie plötzlich mit einem verschmälerten Stiel (*a*) auf, der im Vergleiche mit dem Phyllokladium von *Danaë racemosa* als dem gelenkartigen Gliede dieses Phyllokladiums ganz gleichwertig zu halten ist. Es ist also ebenfalls ein axillärer Kurztrieb (Brachyblast).

Auch bei *Semele androgyna* ist dieser kurze Stiel ein wenig verdreht, indem er so das ganze Phyllokladium in eine horizontale Lage bringt. Doch die deutliche Abgliederung des Stiels (eigentlich des axillären Brachyblastes) von der erweiterten Fortsetzung des Phyllokladiums (*b*), welches weiter in der Gestalt eines ovallanzettlichen Blattes fortschreitet, ist nicht vorhanden.

Die Verschmälerung, durch welche das Phyllokladium in der Achsel einer Stützbraktee dem Stengel aufsitzt, ist abgeplattet und äußerlich im ganzen vollständig dem gliedförmigen Brachyblast des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* ähnlich. Auch am Querdurchschnitte (Taf. VIII, Fig. 8) sind die anatomischen Verhältnisse der basalen Partien der Phyllokladien bei den beiden Gattungen gleich. Unter der Epidermis *(a)* des stielförmig verschmälerten unteren Teiles des Phyllokladiums von *Semele androgyna* befinden sich einige Schichten des Assimilations- und Schwammparenchyms *(b)*, gerade so, wie wir dies bei *Danaë racemosa* gesehen haben. Durch die Mitte läuft ein starker Zentralzylinder der Gefäßbündel *(d)*, der in ein kräftig entwickeltes sklerenchymatisches Gewebe (*c*) eingehüllt ist. Die Zellen dieses Gewebes sind auf der Peripherie des Zentralzylinders am kleinsten und haben dort sehr starke Wände, in der Mitte hingegen vergrößert sich ihr Volumen und verdünnen die Wände.

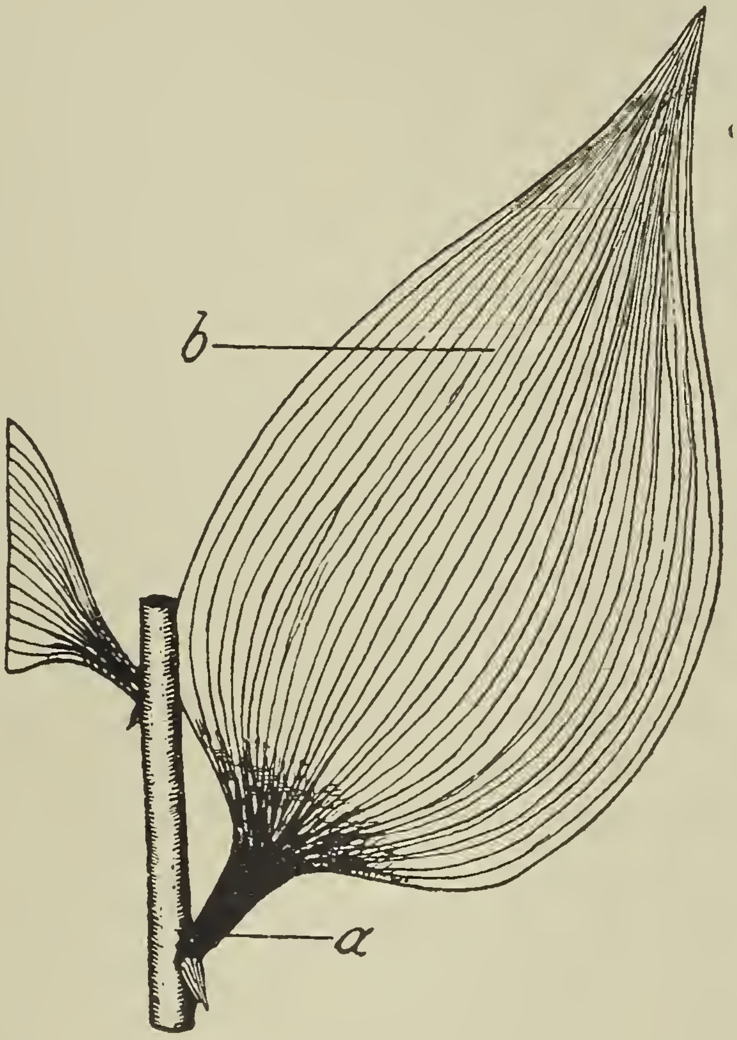


Abb. 13. Das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna*.
a **Der stielartig verschmälerte Basalteil des Phyllokladiums.** *b* **Die breite Blattspreite des Phyllokladiums.**

Die einzelnen Gefäßbündel sind ähnlich zusammengestellt, wie die Gefäßbündel aus derselben Partie der Phyllokladien von *Danaë racemosa*. Durch ihre Xyleme sind sie dann durchweg zur Achse des ganzen Gebildes orientiert. Je höher hinauf, desto mehr verflacht sich der Zentralzylinder der Gefäßbündel, und in dem ganzen stielartig verschmälerten Teil des Phyllokladiums tritt zugleich eine Verbreiterung desselben in transversaler Richtung ein. In einer bestimmten Höhe erfolgt aber eine so plötzliche Erweiterung des Phyllokladiums (Taf. VIII, Fig. 9), daß es in ein laubblattartiges Gebilde übergeht. Die ursprünglich in einem zusammenhängenden Zylinder orientierten Gefäßbündel verteilen und zerlegen sich gleichmäßig in der ganzen Breite des Phyllokladiums und verlaufen parallel seiner ganzen Länge nach. Es handelt sich hier also um den theoretisch aus der Analogie der Gattung *Ruscus* vorausgesetzten Übergang des axillären Kurztriebes in ein flaches terminales Blatt.

Auf der ganzen Länge der erweiterten Partie des sterilen Phyllokladiums nach geführten anatomischen Querschnitten (Taf. VIII, Fig. 10), sind die einzelnen Gefäßbündel genau bilateral in einer, durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Ebene angeordnet. Ihre Orientierung bewegt sich wieder in einer Richtung. Die Xyleme sind der morphologischen Oberseite und die Phloëme der Unterseite des Phyllokladiums zugewendet. Die Gefäßbündel (*d*) sind in die selbständigen Scheiden des Sklerenchymgewebes eingehüllt. Unter der Epidermis (*a*), die mit jener des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* vollkommen übereinstimmt, befinden sich einige Schichten des Assimilations- und Schwammparenchyms (*b*). In der Mitte sind dann große chlorophyllose Wasserzellen vorhanden, die eine zusammenhängende Schicht des Wassergewebes bilden.

Der Übergang des stielförmig verschmälerten Unterteils des Phyllokladiums von *Semele androgyna* in eine breite Blattspreite ist nicht so genau charakterisiert, wie bei der Gattung *Danaë*. Dieser Übergang ist ein ganz allmählicher und wenn die Gattung *Danaë* nicht existierte, so müssen wir die Phyllokladien von *Semele androgyna* für anatomisch homogene Gebilde halten. Durch Vergleichung mit den anatomischen Verhältnissen bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa* gelangen wir aber zu der Erkenntnis, daß in den anatomischen Strukturen der Phyllokladien beider Gattungen eine auffallende Analogie herrscht. Der untere, stielförmig verschmälerte Teil des sterilen Phyllokladiums von *Semele androgyna* (Abb. 13, *a*) ist ganz homolog und auch anatomisch gleich mit dem selbständigen Gliede (Abb. 5, *b*), mit welchem das Phyllokladium von *Danaë racemosa* dem Stengel aufsitzt. Wir sehen also, daß wir es hier in diesen beiden Fällen mit auch anatomisch homologen Gebilden, also in beiden Fällen mit axillären Brachyblasten zu tun haben.

Dasselbe gilt auch von der blattartigen Fortsetzung des Phyllokladiums bei beiden genannten Gattungen. Beide Elemente, nämlich der axilläre Brachyblast und das einzelne terminale Blatt schließen sich hier zu einem einzigen, dem Anscheine nach einfachen Organe zusammen. Die Gewebe dieser beiden Gebilde übergehen ineinander ohne irgend eine Unterbrechung. Der ursprüngliche Zustand war hier wahrscheinlich eben derselbe, wie bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa*, wobei die Verschmelzung der beiden Teile in ein einziges Ganzes erst als eine sekundäre Erscheinung auftritt. Darin ist eben der Übergang von der Gattung *Danaë* zur Gattung *Ruscus* zu erblicken, wo schon der axilläre Brachyblast der sterilen Phyllokladien mit dem terminalen Laubblatte in ein einziges, äußerlich homogenes, nicht einmal durch eine plötzliche Verschmälerung wie bei *Semele androgyna* unterbrochenes Ganzes verschmolzen ist. Die Gattung *Ruscus* ist also in dieser Richtung der phylogenetischen Entwicklung am weitesten vorgeschritten, wogegen bei *Danaë racemosa* noch das ursprüngliche Stadium vollkommen erhalten ist.

Die Verteilung des Zentralzylinders der Gefäßbündel in der gelenkartigen, verschmälerten unteren Partie des Phyllokladiums der Gattung *Semele* in einzelne, parallel verlaufene Gefäßbündel in der blattartig erweiterten Spreite des Phyllokladiums erfolgt in einem unbedeutenden Längsteile (etwa $^1/_{10}$—$^1/_{20}$ der ganzen Länge des Phyllokladiums). Demgegenüber erfolgt bei *Ruscus,* namentlich bei *Ruscus Hypoglossum* und *Ruscus Hypophyllum* die Teilung des Zentralzylinders des axillären Brachyblastes auf dem ganzen unteren Drittel, ja manchmal auch in der ganzen unteren Hälfte der Totallänge des Phyllokladiums, bevor er in bis zur Spitze parallel durchlaufende Gefäßbündel übergeht. Doch darüber wird noch weiter unten ausführlicher gesprochen werden.

In diesem Vorgang der Entwicklung können wir nur einen engen morphologischen Zusammenhang und eine eben solche Verwandtschaft der Gattungen *Danaë, Semele* und *Ruscus* erblicken, deren sterile Phyllokladien keinesfalls abweichende Gebilde, sondern alle von einer und derselben morphologischen Beschaffenheit sind. Alle, ohne Ausnahme, können auf Grund von Übergängen auf die ursprüngliche Form zurückgeführt werden. Und diese ursprüngliche Form stellten wahrscheinlich die Phyllokladien von *Danaë racemosa* dar.

Ich war nicht in der Lage mir über die anatomische Struktur der blütentragenden Phyllokladien von *Semele androgyna* infolge Mangels an frischem Material aus eigener Ansicht Überzeugung zu verschaffen, weil das in dem hiesigen botanischen Garten kultivierte Exemplar nur sterile Phyllokladien trägt. Ich berufe mich deshalb in dieser Beziehung auf die Beobachtungen und Beschreibungen Reinkes, der allem übrigen nach zu schließen vollen Glauben verdient.

Diesem Autor zufolge ist der Verlauf der Gefäßbündel im blütentragenden Phyllokladium von *Danaë racemosa* im ganzen eben derselbe, wie wir ihn auf den sterilen Phyllokladien gefunden haben. Ein Unterschied besteht hier nur darin, daß zu jedem Blütenbündel ein starker Nerv führt, der „aus einem Zentralzylinder besteht, dessen stark verdicktem Grundgewebe 5—6 Gefäßbündel eingebettet sind". Es ist also seine Zusammensetzung ebenso beschaffen, wie die Zusammensetzung des dicken, zum Blütenbündel hin verlaufenden Mittelnervs bei den blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus,* den wir noch später besprechen werden. Alsdann werden auch noch dem Zusammenhang der blütentragenden Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus* und *Semele* einige Bemerkungen hinzugefügt.

Es erübrigt uns noch, über die anatomische Zusammensetzung der von Braun an einer jungen Pflanze beobachteten grundständigen, blattartigen Blätter bei *Semele androgyna* einige Worte zu sagen. Allerdings ist es nötig, auch in dieser Beziehung zur

Arbeit Reinkes zu greifen, der die anatomischen Verhältnisse dieser grundständigen Laubblätter, welche mit den grundständigen, konvallarienartigen Laubblätter bei *Danaë racemosa* auf dieselbe Art und Weise ausgestaltet sind, erforscht und ausführlich beschrieben hat. Diese Blätter sind bifazial gestellt. Doch lassen wir den Autor selbst sprechen:

„Das Blatt zeigt im Mesophyll einen unverkennbar bifazialen Bau. Unter der Epidermis der Oberseite liegen 3—4 Schichten von Assimilationszellen mit dichtgelagerten Chromatophoren, die etwas quer zur Längsrichtung des Blattes gestrebt sind, durchschnittlich doppelt so lang als breit. Auf der Unterseite findet sich ein chlorophyllärmeres Schwammparenchym mit ähnlich gestalteten Zellen, in der Mitte 1—2 Lagen farbloser Wasserzellen, hier und da von Schwammparenchymplatten unterbrochen. Die Gefäßbündel liegen in der Mittelschicht des Blattes, ihr Verlauf ist aus der Längsstreifung der Zeichnung ersichtlich, sie tragen namentlich auf der Unterseite mäßige Bastsicheln und kehren das Xylem nach oben, das Phloëm nach unten.“

Dann vergleicht sie Reinke mit den Blättern von *Cordyline terminalis* und geht über zu der auffallenden Übereinstimmung der anatomischen Struktur derselben mit der anatomischen Zusammensetzung der Phyllokladien, worüber er sich folgendermaßen äußert: „Besonders bemerkenswert erscheint die weitgehende Übereinstimmung in der histologischen Struktur der Laubblätter und der Kladodien von *Semele.* Die Kladodien, welche an der älteren Pflanze die Laubblätter ersetzen, sind denselben nicht nur hinsichtlich der äußeren Form, sondern auch im inneren Bau äußerst ähnlich geworden.“

Ich habe diese Umstände deshalb etwas ausführlicher angeführt, um zu zeigen, daß auch Reinke, welcher die Phyllokladien bei den Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* für blattartig umgewandelte Zweige hält („Es sind zu Blättern umgewandelte Zweige, was sich allerdings auch von den Kladodien aller übrigen Arten dieser Pflanzengruppe sagen läßt“), auf die bezeichnete bis in die kleinsten Details gehende Übereinstimmung der Phyllokladien mit den echten grundständigen Blättern — über deren Phyllomursprung doch kein Zweifel bestehen kann — verweist.

Wir müssen uns deshalb notwendigerweise dieselbe Frage stellen, die wir uns bei dem Hinweise auf die Übereinstimmung der grundständigen Laubblätter von *Danaë racemosa* mit den aus der Achsel der Stützbraktee auf dem Stengel aufwachsenden Phyllokladien schon früher gestellt haben. Warum sind die echten Stengelblätter von *Semele androgyna* verschwunden, wenn sie durch Organe, die mit ihnen bis auf die kleinsten anatomischen Details übereinstimmen, ersetzt worden sind durch Organe, deren Entstehen durch die Abplattung der axillären kleinen Zweige erfolgte? Dieser Vorgang wäre ja doch für die Existenz der Pflanze absolut zwecklos, etwa so, wie wenn zum Beispiel die Laubblätter auf der Eiche durch ein anderes, ganz übereinstimmendes, infolge des Abplattens der Zweige entstandenes Gebilde ersetzt werden sollten. Schon dieser Grund spricht sehr dafür, daß die sterilen Phyllokladien auf den Stengeln der Gattung *Semele* echte Blätter sind, die aber die verkürzten axillären kleinen Zweige (Brachyblasten) terminal abschließen und sich in ihre Fortsetzung stellen, daß diese Blätter erst sekundär mit den axillären Kurztrieben zusammengeflossen sind und daß sie ein einziges, anscheinend homogenes Gebilde hervorgebracht haben.

Diese Übereinstimmung der Phyllokladien von *Danae racemosa* und *Semelë androgyna* ist auch schon Čelakovský aufgefallen. Aus diesem Zusammenhange schloß auch er auf die vollständig gleiche morphologische Bedeutung der beiden Organe. Allerdings gelangte Čelakovský auf Grund seiner verfehlten Voraussetzungen zu der Ansicht, daß die Phyllokladien der Gattungen *Semele* und *Danaë* gleicherweise auf den Achsenursprung zurückzuführen seien. Čelakovskýs Vorgang bei diesen Folgerungen ist aber im Vergleich mit dem unsrigen ein ganz entgegengesetzter. Čelakovský zieht nämlich aus den Phyllokladien von *Semele androgyna* Schlüsse auf die Phyllokladien der Gattung *Danaë*, welche doch, was ihre Bedeutung anbelangt, weit einfacher und klarer sind. Und da es die wissenschaftliche Methode verlangt, daß bei der Beweisführung mit den einfacheren und leichteren Beweismitteln begonnen und dann erst zu den komplizierteren und schwereren gegriffen werde, so halten wir unsern Vorgang für berechtigt.

Hier gibt es keinen Zweifel mehr: Die beiden Gebilde (das Phyllokladium von *Danaė racemosa* und das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna*) sind morphologisch gleich und stimmen in jeder Beziehung vollkommen überein. Diese Tatsache wird, wie wir schon gezeigt haben, allgemein auch von den Verteidigern des Achsenursprungs der Phyllokladien der Gattungen *Semele* und *Danaë* anerkannt. Wenn nun bei einer derselben nachgewiesen wird, daß ihre Phyllokladien Phyllomnatur haben, so fällt es nicht schwer, dasselbe auch für die andere anzunehmen. Dieses Urteil ist besonders in dem Falle zulässig, wenn es möglich wäre, Gründe auszuführen, die für die teilweise Kaulom- und teilweise Phyllomnatur der Phyllokladien beider Gattungen in gleichem Maße sprechen. Solche Gründe haben wir aber hier angeführt.

In anbetracht alles dessen, was in dieser Abhandlung über die Phyllokladien von *Semele androgyna* gesagt worden ist, können wir also mit voller Sicherheit den Schluß ziehen, daß die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* tatsächlich wahre, den axillären Kurzbetrieb terminal abschließende Blätter sind und daß sie in jeder Beziehung den Phyllokladien von *Danaë racemosa* bis auf den Umstand gleichen, daß hier sowohl bei der äußerlichen als auch bei der anatomischen Untersuchung die Selbständigkeit des axillären Brachyblastes und des terminalen Blatts nicht so prägnant in die Erscheinung tritt, wie dies bei den Phyllokladien von *Danaë racemosa* der Fall ist.

C. **Ruscus.**

Die Phyllokladien der Gattung *Ruscus* sind in unserer vorausgesetzten Reihe der am meisten abweichende Typus. Dennoch kann man sie aber durch die Vergleichung mit den Phyllokladien von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna* mit diesen in Zusammenhang bringen. Dieser Zusammenhang ist auch in anatomischer Hinsicht ganz natürlich. Über die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* existiert eine umfangreiche Literatur, welche von Bernátsky in seiner oben zitierten Arbeit angeführt wird.

Die anatomische Struktur der Phyllokladien bei den Arten *Ruscus aculeatus, R. Hypophyllum* und *R. Hypoglossum* stimmt im ganzen überein. Aber auch bei dieser Gattung läßt sich an den einzelnen Arten eine gewisse Fortsetzung in unserer von der Gattung *Danaë* ausgehenden Reihe verfolgen. Dem Phyllokladiumtypus von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna* nähert sich *Ruscus aculeatus* am meisten, während die beiden anderen Arten sich mehr abweichend verhalten.

Sehen wir also zu, wie sich das Phyllokladium der Gattung *Ruscus* anatomisch verhält, vor allem das sterile Phyllokladium. Der Einfachheit halber wählen wir die Phyllokladien der Art *R. Hypoglossum.* Auf die anatomischen Verhältnisse der beiden übrigen Arten werden wir später noch zurückkommen.

Das Phyllokladium (Abb. 1) sitzt auf dem Stengel in der Achsel seiner schuppenartigen Stützbraktee (*e*) mittelst einer verschmälerten Basis, in welcher es allmählich ohne alle äußerlich sichtbare Differenzierung übergeht. Eine Ausnahme macht das den Stengel abschließende Phyllokladium, welches nicht aus der Brakteenachsel hervorkommt, sondern oben den Stengel als seine Fortsetzung abschließt.

Wenn wir nun nahe oberhalb der Basis des Phyllokladiums einen Querschnitt führen, so kommen zunächst unter der Epidermis einige gleichmäßige Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes zum Vorschein. Dieses Gewebe umhüllt einen starken Zentralzylinder von symmetrisch auseinander gestellten Gefäßbündeln. Die einzelnen Gefäßbündel sind ungleich groß und mit ihren Xylemen nach der Mitte hin orientiert. Wir können immerhin in der Nähe der Mitte ein oder mehrere Gefäßbündel wahrnehmen, die viel stärker entwickelt sind. Diese Gefäßbündel sind wieder in ein mächtiges Sklerenchymgewebe eingehüllt, dessen Zellen sich ähnlich verhalten, wie wir dies bei den Gattungen *Danaë* und *Semele* beobachtet haben. Auf dem Umkreise sind diese Zellen viel kleiner und dickwandig, während in der Mitte die Stärke der Wände abnimmt und die Zellen größer werden. Dieser Verlauf der Gefäßbündel ist in einer verhältnismäßig geringen Partie des Phyllokladiums eingehalten.

Auf einem etwas höher geführten Schnitt gehen die unten in einem einzigen Zylinder angeordneten Gefäßbündel auseinander. So entstehen am häufigsten drei kleinere Zylinder (wie bei den blütentragenden Phyllokladien), von denen der mittlere in allen Fällen zur kräftigen Entwicklung gelangt. Es ist interessant zu verfolgen, wie diese Teilung des einzigen basalen Zylinders vor sich geht. Hierzu taugen am besten Schnitte, die wir nach und nach höher in kleinen Abständen machen. Der aus der Basis auslaufende einheitliche Gefäßbündelzylinder schnürt sich von beiden Seiten beiläufig im Drittel seiner Breite ein. Die Einschnürung des Zylinders, welche sich ebenfalls auf dem ihn umhüllenden sklerenchymatischen Gewebe offenbart, schreitet so weiter fort, bis sich der Zylinder zuletzt gewöhnlich in drei kleine Zylinder spaltet. Hin und wieder befinden sich auf den Seiten außerdem noch zwei sehr schwache, mit ihren Gefäßbündeln gleichartig orientierte Zylinderchen. Die einzelnen Zylinder verhalten sich selbständig und ihre Bündel sind mit deren Xylemen der Längsachse des Zylinders zugewendet, während die Phloeme nach außen gekehrt sind.

Im weiteren Verlaufe spalten sich diese Zylinder gleichmäßig in einzelne selbständige Gefäßbündel, welche durchweg annähernd eine bilaterale Orientierung ihrer Komponenten beibehalten. An den Rändern des sterilen sowie auch des blütentragenden Phyllokladiums finden wir aber auch Gefäßbündel, welche von der auf der Fläche des Organs vertikalen Richtung etwas abweichen. In der Mitte der Fläche des Phyllokladiums sind die Gefäßbündel in der Mehrzahl der Fälle genau bilateral angeordnet. Einen ebensolchen Vorgang in der Anordnung der Gefäßbündel kann man in der ganzen übrig bleibenden Länge des Phyllokladiums feststellen. Es verhält sich also die obere Hälfte des Phyllokladiums von *Ruscus Hypoglossum* in dieser Hinsicht ebenso wie die Blattspreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* und *Semele androgyna*. Die einzelne Abweichung äußert sich hier nur in der Orientierung der einzelnen parallel durchlaufenden Gefäßbündel. Bei den Phyllokladien der Gattungen *Danaë* und *Semele* sind nämlich die Xyleme aller Gefäßbündel der Oberseite des Phyllokladiums zugekehrt, während bei *Ruscus Hypoglossum* die Gefäßbündel sich umgekehrt verhalten.

Schenken wir nun unsere Aufmerksamkeit auch noch der anatomischen Zusammensetzung der blütentragenden Phyllokladien von *Ruscus Hypoglossum*. Auf dem Schnitte durch den basalen Teil des Phyllokladiums (Taf. VIII, Fig. 1), unweit von der Insertion desselben in der Achsel des Stengels und der Stützbraktee, verhält sich das blütentragende Phyllokladium genau so, wie das sterile Phyllokladium. In der Mitte läuft ein einziger, kräftig entwickelter, in ein dickwandiges Sklerenchymgewebe (*c*) eingebetteter Gefäßbündelzylinder hindurch. Je höher man den Schnitt geführt hat, desto flacher und breiter wird der Zentralzylinder. Auch hier tritt an zwei Stellen eine Einschnürung zutage (Taf. VIII, Fig. 2). Diese Einschnürungen führen endlich zu einer vollständigen Teilung des einzigen Basalzylinders, gewöhnlich in drei kleine Zylinder. Es kommt manchmal vor, daß an den Seiten sich noch zwei kleinere Zylinder, oder schließlich gar nur einfache Gefäßbündel abschnüren. Wie man sieht, ist das Verhalten des blütentragenden Phyllokladiums in seinem unteren Teile genau dasselbe, wie bei dem sterilen Phyllokladium.

Interessant ist aber der weitere Verlauf der durch die Teilung entstandenen Zylinder. Die zwei seitlichen lösen sich öfters durch Teilung in parallele, einfache Gefäßbündel bald auf. Unterhalb der Hälfte, manchmal auch im Drittel der Länge des ganzen Phyllokladiums ist häufig nur der mittlere Zylinder erhalten (Taf. VIII, Fig. 3). Die übrigen Gefäßbündel sind selbständig und zumeist nach einer Seite hin orientiert. An den Rändern des Phyllokladiums äußern sie aber das Bestreben, ihre Xyleme der Mitte zuzukehren. Der Zentralzylinder enthält einige Gefäßbündel (*d*), die durchweg zu seiner Achse orientiert sind. Das sklerenchymatische Gewebe (*c*), in welches diese Gefäßbündel eingebettet sind, hat denselben Charakter, wie bei allen Zentralzylindern, von denen in unserer Arbeit schon gesprochen wurde. Äußerlich präsentiert sich dieser Zentralzylinder bei makroskopischer Betrachtung ebenso, wie der schon früher erwähnte starke Mittelnerv, welcher durch die Mitte der unteren Hälfte des Phyllokladiums bis zum Blütenstande in dem Blattwinkel der seitenständigen Stützbraktee hindurchläuft.

Auf dem Querschnitte des Phyllokladiums an der Stelle, wo der Blütenbüschel aufsitzt, ist der Zentralzylinder bedeutend breiter. Ein Teil der Gefäßbündel geht aus der Mitte des Zylinders in die einzelnen Blütenstiele über. In die Fortsetzung des Phyllokladiums, ebenso auch in die Stützbraktee des Blütenstandes tritt ebenfalls ein Teil der Gefäßbündel hinein. Das geschieht in der Weise, daß die am äußersten Rande befindlichen Gefäßbündel des Zylinders selbständige Gruppen von je zwei, (höchstens von je drei) Bündeln bilden. Diese Gefäßbündel zerlegen sich dann und münden in die Fortsetzung des Phyllokladiums und in die Stützbraktee ein. Ziemlich häufig behalten die in die Mitte der Fortsetzung des Phyllokladiums eintretenden Gefäßbündel den Charakter einer Gruppe von 2—3 Gefäßbündeln. Sehr bald zerlegen sie sich aber in der Fläche. Dasselbe kommt manchmal auch an der seitenständigen Braktee, besonders da, wo sie stark entwickelt ist, zustande.

Der von der Basis des Phyllokladiums bis zum Blütenbüschel verlaufende Zentralzylinder steht mit jenem in ziemlich festem Zusammenhange, was auch zur Folge hat, daß, wenn wir die seitenständige Braktee abtrennen und durch einen mäßigen Zug zur Seite hin auch die Infloreszenz abzureißen versuchen, zugleich mit dem Blütenbüschel auch der ganze starke Mittelnerv abgetrennt wird. Bei einem vorsichtigen Vorgehen können wir auf diese Weise den ganzen Zentralzylinder fast bis zur Basis des Phyllokladiums herausnehmen. Das weist doch ganz deutlich darauf hin, daß der Blütenbüschel den Zentralzylinder (also eigentlich die Achse) terminal abschließt, daß aber der Blütenbüschel sich mit diesem Zylinder in einer festen Verbindung befindet, und daß diese „Achse“ nur bis zum Blütenstande reicht.

Die ganze, die Fortsetzung des Phyllokladiums bildende, durch zwei Seitennerven vom übrigen Phyllokladium abgeteilte Partie zeigt Gefäßbündel, welche insgesamt aus dem Zentralzylinder hervorkommen. Die übrigen Gefäßbündel von dem unteren Teil des Phyllokladiums sind an der Innervation dieser Partie nicht beteiligt. Diese Umstände werden durch die Resultate bekräftigt, zu denen wir bereits auf Grund der Nervatur gelangt sind. Die obere Hälfte des Phyllokladiums zeigt ihrer ganzen Länge nach eine gleiche Zusammensetzung (Taf. VIII, Fig. 4). Mitten hindurch geht ein Gefäßbündel (*d*), an dessen Seiten sich dann die anliegenden, fast parallelen Bündel (*d*) befinden. Alle diese Gefäßbündel sind selbständig und jedes von ihnen hat eine eigene, aus sklerenchymatischem Gewebe gebildete Scheide.

Der Querschnitt durch die seitenständige, den Blütenstand unterstützende Braktee (Taf. VIII, Fig. 5) ist mit dem Querschnitte des oberen Teiles des Phyllokladiums vollkommen übereinstimmend. In der Mitte verläuft ein selbständiges Gefäßbündel, zu dessen Seiten sind zuweilen zwei, manchmal auch mehrere Gefäßbündel bemerkbar. So verhält sich dies aber nur bei den Formen, welche eine kleine Stützbraktee aufweisen, während bei den Formen mit den großen Brakteen, wie nach den Nerven geschlossen werden kann, auch eine große Anzahl von Gefäßbündeln vorhanden ist. Hier ist also dem Verlaufe der Gefäßbündel in der Braktee in dem oberen Teile des Phyllokladiums eine vollständige Übereinstimmung. Auch in den übrigen Geweben äußerst sich bei beiden Gebilden vollkommene Kongruenz.

Was die anderen Gewebe der Phyllokladien anbelangt, so sind sie folgendermaßen entwickelt: Auf der Oberfläche ist die Epidermis beiderseits des Phyllokladiums mit Spaltöffnungen versehen. Unter dieser Epidermis sind zu beiden Seiten ebenfalls einige Schichten des Assimilations- und Schwammgewebes gleichmäßig verbreitert. Diese Gewebe der unteren und oberen Seite des Phyllokladiums sind voneinander durch große Wasserzellen abgeteilt, welche meistenteils in eine oder zwei Schichten zerlegt sind. Es kommen auch Fälle vor, wo diese Wasserzellen in drei Schichten zerfallen. Auch zwischen diesen Zellen sind kleine Zellen des Schwammparenchyms eingelagert.

Vergleichen wir jetzt die anatomischen Verhältnisse der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* mit den anatomischen Verhältnissen derselben vegetativen Organe bei *Danaë racemosa* und *Semele androgyna,* so werden viele gegenseitige Analogien gleich auffallend. Der Verlauf der Gefäßbündel und das Verhalten des ganzen Zentralzylinders in dem Basalteile des Phyllokladiums von *Ruscus* ist genau dasselbe, wie bei den Gattungen *Danaë* und *Semele.* So ist es auch auf dem Querschnitte durch den oberen Teil der Phyllokladien von *Ruscus, Danaë* und *Semele.* Die einzelnen Gefäßbündel sind hier allgemein selbständig, haben jeder seine eigene sklerenchymatische Scheide, sind in einer durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Ebene angeordnet, und größtenteils bilateral orientiert. Mit den seitlichen Gefäßbündeln in den Phyllokladien der Gattung *Ruscus* werden wir uns noch weiter unten beschäftigen. Auch in den übrigen Geweben der Phyllokladien tritt eine auffallende Übereinstimmung zutage. Wir sehen hier dieselbe Epidermis, dieselben Schichten der Assimilations-, Schwamm- und Wasserzellen. Wir müssen hier unbedingt zugeben, daß auch anatomisch die sterilen Phyllokladien der Gattungen *Ruscus, Danaë* und *Semele* identische Organe sind.

Treten wir jetzt an die spezielle Erklärung der anatomischen Verhältnisse, welche wir auf den Phyllokladien der Gattung *Ruscus* gefunden haben, heran. Das blütentragende Phyllokladium hat morphologisch die Bedeutung einer Verschmelzung der flügelartig verbreiterten blütentragenden Achse und einer der beiden (und zwar der vergrößerten) Stützbrakteen des Blütenstandes. Das zeigen uns auch die anatomischen Verhältnisse. In seinem ganzen Unterteile behält nämlich das Phyllokladium den Achsencharakter bei, ganz im Einklange mit dem starken, bis zu dem Blütenstande hinreichenden Zentralzylinder. Daß dann an den Seiten dieser Achse noch die Flügel entwickelt sind, wird durch das Auseinandertreten des basalen Zylinders in einen Zentralzylinder, der bis zu dem Blütenstande reicht, und einige Seitenzylinder bestätigt. Schließlich wäre das charakteristische Merkmal hervorzuheben, daß die am äußersten Rande befindlichen Gefäßbündel die Orientierung zur Mitte des ganzen Gebildes zu behalten trachten. Die Xyleme dieser Gefäßbündel sind nämlich nicht der unteren oder oberen Seite des Phyllokladiums, sondern dem Zentralzylinder zugekehrt. Diesen eigentümlichen Charakter behalten die seitlichen Gefäßbündel der Flügel auch oberhalb des Blütenstandes bei. Demzufolge braucht uns dieser Umstand keineswegs zu befremden. Bernátsky weist auf dieses Verhalten der Gefäßbündel mit folgenden Worten hin: Wenn ein Gefäßbündel nahe zum Phyllokladiumsrand fällt, so ist dementsprechend dessen Leptom genau gegen den Phyllokladiumsrand zugerichtet. Von einer streng bilateralen Anordnung der Gefäßbündel und ihrer Elemente ist keine Spur. Es geht aus alldem klar hervor, daß die Gefäßbündel samt dem Stereom keinesfalls der anatomischen Struktur eines Blattes entsprechen, sondern indem sie in mehrere Zentralzylinder gruppiert sind, ein verflachtes Stammgebilde erkennen lassen.“

Ein derartiger Verlauf stimmt auch mit unseren Voraussetzungen überein. Der untere Teil des Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* verhält sich anatomisch so wie eine geflügelte Achse und auch ihre Flügel, welche die ganze vergrößerte Stützbraktee einhüllen, müssen sich wie die Achse bis zur Spitze des Phyllokladiums verhalten. Es ist also gar nichts sonderbares daran, wenn die am äußersten Rande befindlichen einfachen Gefäßbündel die Orientierung der Gefäßbündel in der Achse beibehalten. Dementgegen sind die Gefäßbündel der vergrößerten Braktee (welche mit den Flügeln der Achse verschmolzen und mit ihnen unweit von den beiden charakteristischen Seitennerven zusammengewachsen ist) in der großen Mehrzahl der Fälle streng bilateral angeordnet und behalten sie auch ihre Orientierung nach einer einzigen Richtung hin bei. Es kommen allerdings auch ausnahmsweise Abweichungen vor, welche aber dadurch, daß eine Akkomodation an die Achsenflügel erfolgt ist, leicht zu erklären sind. Diese Abweichungen bilden immerhin eine verschwindend kleine Minderzahl aller Fälle.

Der Teil, welcher sich auf Grund der morphologischen Fakten als Phyllomgebilde behauptet hat, verhält sich auch in anatomischer Hinsicht wie ein Blatt. Dasselbe können wir mit vollem Recht von der kleinen, die Infloreszenz unterstützenden Braktee sagen. Diese Stützbraktee gleicht auch in anatomischer Hinsicht der vergrößerten Braktee, welche mit den Achsenflügeln zusammengeflossen ist. Die beiden erwähnten Organe sind ganz homolog und reziprok, so daß das Zusammenwachsen der Achsenflügel mit der oder jener der beiden Brakteen erfolgt. Das wird außerdem, was bereits in dem morphologischen Teile angeführt worden ist, auch durch den Umstand bekräftigt, daß auf manchen Exemplaren von *Ruscus Hypoglossum* der größte Teil der Stützbrakteen auf der Unterseite der Phyllokladien auftritt. Daraus geht hervor, daß in dergleichen Fällen die obere Braktee sich vergrößert und die untere klein bleibt, ein Zustand, welcher insbesondere für *Ruscus Hypophyllum* als spezifisches Merkmal sich entwickelt hat.

Die Auslegung der sterilen Phyllokladien bei der Gattung *Ruscus* ist jetzt nicht schwer. Hier haben wir dasselbe, was an den stets steril bleibenden Phyllokladien von *Danaë racemosa* und an den sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* allgemein vorkommt. In den unteren Stengel- und Seitenästchen-Partien sind es axilläre Brachyblaste (Kurztriebe) und terminale bei den den Stengel und die Seitenzweige abschließenden Phyllokladien. Diese Kurztriebe tragen ein einziges Blatt, welches sich in seine Fortsetzung stellt. Hier kompliziert sich die Sache nur dadurch, daß der Brachyblast ähnlich wie das blütentragende Ästchen bei dem blütentragenden Phyllokladium sich flügelartig erweitert und die so entstandenen Flügel mit dem terminalen Blatte zusammenfließen. Das Resultat ist dann ein dem blütentragenden Phyllokladium ganz homologes Organ.

Das bekräftigen auch die anatomischen Verhältnisse, welche dieser Auffassung der sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus* gut entsprechen. Auf ihrer Basis zeigen die sterilen ebenso wie die blütentragenden Phyllokladien die anatomischen Merkmale der Achse, in der Mittelpartie des Oberteiles aber zeigen sie anatomisch den Charakter des Blattes.

Die Verschmelzung beider Gebilde ist durch einen allmählichen Übergang zustande gekommen. Bei den sterilen Phyllokladien von *Ruscus aculeatus* ist der Brachyblast durch einen sehr kurzen und etwa im Viertel der Länge des Phyllokladiums auf seiner oberen Seite endigenden Nerv angedeutet. Und tatsächlich findet man auf dem anatomischen Querschnitte, daß der Zentralzylinder der Gefäßbündel nahe an der Stelle, wo dieser kurze Nerv endigt, als ganzes verschwindet und weiter nur in der Form eines einfachen Gefäßbündels sich festsetzt (Taf. VIII, Fig. 6 und 7).

Schließlich wollen wir noch der Gestaltung der Spaltöffnungen und ihrer Dislozierung auf dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus* unsere Aufmerksamkeit schenken. Was die Dislokation der Spaltöffnungen betrifft, so verhalten sich die beiden Seiten des Phyllokladiums ganz gleich. Hier und da kommen zwar einige Variationen in der verhältnismäßigen Zahl der bloß auf der Unterseite ihrer Blätter verteilten Spaltöffnungen vor, obgleich zum Beispiel die *Convallaria* ebenfalls auf beiden Blattflächen mit Spaltöffnungen versehen ist. Diesen wichtigen Punkt hat auch Bernátsky nicht unbeachtet gelassen. Nach seiner Ansicht sprechen diese Umstände weder für noch gegen seine Anschauungen über die Bedeutung der Phyllokladien der Gattung *Ruscus*. Weiter machte Bernátsky aber darauf aufmerksam, „daß bei *Ruscus* auch an den Kanten und am Rande des Phyllokladiums Spaltöffnungen vorkommen, was für Blätter eine unbekannte Erscheinung ist.“ Tatsächlich befinden sich auch auf den Rändern der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* Spaltöffnungen. Darin liegt aber dennoch kein Grund, der gegen die Richtigkeit unserer Auffassung dieser vegetativen Organe sprechen würde. Die Ränder der Phyllokladien gehören nämlich nicht dem Blatte, sondern den Flügeln der Achse an, verhalten sich also so wie die Achsen, auch in Hinsicht auf die Dislokation der Spaltöffnungen.

Auch das Mesophyll der Phyllokladien stimmt (selbst nach der Ansicht Bernátskys) mit dem Phyllomursprunge der Phyllokladien der Gattung *Ruscus* überein. Zur Erläuterung müssen wir hier bemerken, daß dieses Phyllokladium, welches im ganzen die Funktion des Blattes übernommen hat, auch sein Mesophyll jenem des Blattes, dessen Hauptbestandteil es bildet, akkomodiert hat. Und das so adaptierte Mesophyll des ganzen Organs stimmt mit dem Mesophyll der Blätter der verwandten Gattungen und Arten überein. So herrscht nach Bernátsky hierin eine große Kongruenz mit den Blättern der Gattung *Convallaria*. Aber auch mit den Blättern anderer verwandter Gattungen befindet sich das Phyllokladium der Gattung *Ruscus* betreffs des Mesophylls in voller Übereinstimmung, wovon wir uns leicht überzeugen können.

Auf Grund alles dessen, was hier bezüglich der Phyllokladien der Gattungen *Danaë*, *Semele* und *Ruscus* ausgeführt worden ist, kann man den Schluß ziehen, daß die anatomische Struktur derselben mit ihrer morphologischen Bedeutung in dem Sinne, wie sie Velenovský dargelegt hat, übereinstimmt.

Résumé.

Die kurz zusammengefaßten Resultate der in dieser Arbeit enthaltenen Ausführungen sind folgende:

I. In betreff der Nervatur der Phyllokladien.

1. Die Nervatur der Phyllokladien der Gattungen *Ruscus*, *Danaë* und *Semele* weist auf die Zusammensetzung der Phyllo-

kladien aus zwei Teilen von verschiedener morphologischer Bedeutung hin.

2. Der stark hervortretende charakteristische Nerv an dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus*, welcher von der Basis der blütentragenden Phyllokladien aus bis zur seitlichen, die Infloreszenz stützenden Braktee verläuft, deutet eine blütentragende Achse an.

3. Die blütentragende Achse bei dem Phyllokladium der Gattung *Ruscus*, welche durch einen stark hervortretenden Nerv angedeutet ist, wird durch eine aus der Achsel zweier Brakteen hervorkommende Infloreszenz abgeschlossen. Von diesen Brakteen vergrößert sich die eine und verwächst mit den Achsenflügeln, während die andere klein bleibt und seitwärts gedrückt wird.

4. Sowohl in die vergrößerte als auch in die seitwärtige Braktee erfolgt schon vom Anfang an der Eintritt je eines Mittel- und je zweier Seitennerven. Zwischen diesen Nerven befinden sich dann einige schwächere Nerven.

5. Die Nerven am Ende der seitlichen Braktee und am Ende des Phyllokladiums fließen zusammen, was wir auch an den Blättern der nahe verwandten Liliaceen (*Convallaria* etc.) beobachten können.

6. Das kongenitale Zusammenwachsen der Achsenflügel und der vergrößerten Braktee erfolgt in der Nähe zweier Seitennerven, welche von der Stelle aus, wo die kleine, seitliche Braktee aufsitzt, in den Oberteil des Phyllokladiums eintreten.

7. Beide Organe, sowohl die vergrößerte, mit den Achsenflügeln verwachsene, als auch die seitliche, freigebliebene Braktee stimmen, was die Nervatur anbelangt, vollkommen überein und weisen dadurch auf ihren gleichen morphologischen Wert in beiden Fällen hin.

8. Die Seitenflügel der blütentragenden Achse haben ihre selbständige Nervatur gegenüber der zusammengewachsenen, vergrößerten Braktee.

9. Die Nervatur der vergrößerten Braktee ist ebenfalls selbständig und von der Nervatur der Achsenflügel umgeben.

10. Bei der Art *Ruscus aculeatus* finden wir fast regelmäßig und bei *R. Hypoglossum* in abnormen Fällen an den sterilen Phyllokladien, daß der basale Brachyblast durch einen bald endigenden Nerv angedeutet ist.

11. Die Nervatur der an den Achsen aufwachsenden Phyllokladien bei der Gattung *Danaë* stimmt mit der Nervatur der wahren, grundständigen, konvallarienartigen Blätter derselben Gattung bis auf den Umstand überein, daß die Phyllokladien eine, einigermaßen weniger hervortretende Nervatur haben.

12. Die starken, in die Infloreszenzen einmündenden Nerven der blütentragenden Phyllokladien von *Semele androgyna* bilden eine Andeutung der Blütenachse; sie sind deshalb von derselben morphologischen Bedeutung, wie der starke mittlere Nerv in der unteren Hälfte des blütentragenden Phyllokladium von *Ruscus*.

13. Die sterilen Phyllokladien der Gattung *Semele* stimmen

bezüglich der Nervatur mit den grundständigen konvallarienartigen, von Braun beobachteten Blättern derselben Gattung überein.

II. In betreff der morphologischen Beobachtungen.

14. Die blütentragenden Phyllokladien der Gattung *Ruscus* sind zusammengesetzte Organe. In abnormen Fällen kehren sie zu der ursprünglichen Form, aus welcher sie entstanden sind, zurück und die beiden ursprünglichen Teile werden selbständig. Besonders häufig sind jene Abnormitäten, an denen die Achse von der vergrößerten Braktee bei *Ruscus aculeatus* abgeteilt ist.

15. Aus abnormen Bildungen der Phyllokladien bei der Gattung *Ruscus* kann man eine ganze Reihe von Vorgängen, von der ursprünglichen Form der Phyllokladien bis zum Phyllokladium in der Gestalt, wie wir sie jetzt vorfinden, zusammenstellen.

III. In betreff der anatomischen Untersuchung.

16. *Danaë racemosa* gibt uns den Schlüssel zum Verständnis der anotomischen Verhältnisse der Gattungen *Semele* und *Ruscus*.

17 Das Basalglied des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* behält vollständig den anatomischen Charakter der Achse in seiner ganzen Länge bei; die Gefäßbündel sind derart angeordnet, daß sie im ganzen mit ihren Xylemen der Achse des ganzen Gliedes zustreben und einen charakteristischen Zentralzylinder bilden, welcher in ein stark entwickeltes, zusammenhängendes, sklerenchymatisches Gewebe eingehüllt ist.

18. Die flache, blattartig verbreiterte Spreite des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* breitet ihre Gefäßbündel in einer, durch die Fläche des Phyllokladiums gegebenen Fläche aus. Die einzelnen, parallelen Gefäßbündel sind durchweg zu einer Seite hin orientiert und von den eigenen, sklerenchymatischen Scheiden umgeben. Die übrigen anatomischen Merkmale dieser Partie des Phyllokladiums der Gattung *Danaë* stimmen mit dem anatomischen Kennzeichen der nahe verwandten Liliaceen gänzlich überein.

19. Die anatomische Struktur der grundständigen konvallarienartigen Blätter der Gattung *Danaë racemosa* kongruiert vollkommen mit der anatomischen Struktur achsenständiger Phyllokladien.

20. In Berücksichtigung aller dieser Gründe müssen wir zugeben, daß das Phyllokladium der Gattung *Danaë* sich anatomisch geradeso verhält wie ein wirkliches Blatt.

21. Die beiden Partien des Phyllokladiums von *Danaë racemosa* sind deutlich voneinander abgeteilt und zwar sowohl makroskopisch als auch anatomisch. Das ganze Organ besteht also aus einem verkürzten Achsenglied und aus einem einzigen terminalen Blatt, welches sich in die Verlängerung dieser Achse stellt.

22. Die sterilen Phyllokladien von *Semele androgyna* sind eine Übergangsform zwischen den Phyllokladien der Gattung *Danaë* und den sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus*.

23. Der verschmälerte stielartige Teil des Phyllokladiums der Gattung *Semele* besitzt charakteristisch hervortretende Achsenmerkmale. Auf dem Querschnitte zeigt sich dieser Teil in derselben Gestalt und Beschaffenheit wie das gelenkförmige Glied der Gattung *Danaë.* Es ist also ein mit diesem Gliede anatomisch vollkommen kongruentes Organ — demzufolge eine axilläre Achse.

24. Der Übergang der basalen Achse in die blattartige Spreite des Phyllokladiums von *Semele androgyna* ist ein allmählicher gegenüber demselben Vorgang bei *Danaë.*

25. Die blattartig verbreitete Spreite des Phyllokladiums verhält sich anatomisch ganz wie die Spreite des Phyllokladiums von *Danaë racemosa.* Wir haben hier also wieder die anatomischen Merkmale eines Phyllomgebildes.

26. Auch bei der Gattung *Semele* sind die grundständigen Blätter (nach Reinkes Konstatierung) anatomisch vollständig übereinstimmend mit der Spreite der Phyllokladien.

27. Es besteht daher auch das sterile Phyllokladium der Gattung *Semele* aus einem axillären Brachyblast und einem einzigen Terminalblatt.

28. Bei der Gattung *Ruscus* ist der Übergang von der basalen, sich verlierenden Achse in ein terminales Blatt an den sterilen Phyllokladien ein ganz allmählicher.

29. Auf dem basalen Querschnitte des Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* verhält sich dieses so wie eine wirkliche Achse. Die Gefäßbündel bilden einen starken Zentralzylinder und sind insgesamt der Mitte zu orientiert.

30. Bei den sterilen Phyllokladien der Gattung *Ruscus* zerlegen sich im weiteren Verlaufe die Gefäßbündel gleichmäßig mit durchweg eingehaltener Orientierung nach einer Richtung hin. Eine Ausnahme machen da höchstens nur die Randbündel, welche jedoch den Achenflügeln angehören.

31. Bei den blütentragenden Phyllokladien behält der starke Mittelnerv der unteren Partie des Phyllokladiums die Achsenbeschaffenheit bis zur Infloreszenz bei.

32. An dem in der Mitte der oberen Partie des Phyllokladiums bei der Gattung *Ruscus* geführten Schnitte sind die Gefäßbündel größtenteils einfach, selbständig und bilateral orientiert.

33. Die seitliche Stützbraktee der Infloreszenz stimmt anatomisch mit der mittleren Partie der Fortsetzung des Phyllokladiums im ganzen überein.

34. Die morphologische Bedeutung des sterilen Phyllokladiums der Gattung *Ruscus* ist dieselbe wie bei *Danaë* und *Semele.* Wir haben hier wieder einen axillären Brachyblast, welcher sich in diesem Falle aber flügelartig verbreitert und mit dem Terminalblatt zusammenfließt. Dies wird auch durch die anatomischen Verhältnisse bestätigt.

35. Die anatomischen Verhältnisse bekräftigen auch noch weiter das, daß die blütentragenden Phyllokladien der Gattung

Ruscus ein Konflux der flügelförmig erweiterten Achse und der Infloreszenz sind.

36. Alle in dieser Arbeit geltend gemachten Gründe bestätigen die Richtigkeit der Auslegung Velenovskýs über die morphologische Bedeutung der Ruscus-, Danaë- und Semele-Phyllokladien.

Literatur.

Askenasy, Botanisch-morphologische Studien. Beiträge zur Kenntnis der flachen Stämme. 1872.

Bernátsky, Das Ruscus-Phyllokladium. (Englers Botanische Jahrbücher. Bd. 34. 1905. p. 161—177.

— Zur Kenntnis der vegetativen Organe der Gattung *Ruscus*. (Ann. hist. nat. Mus. nat. Hung. I. 1903.)

Čelakovský, O kladodiích Asparageí. (Rozpravy české akademie. Třída II. Ročník II. Praha 1893.)

Duval-Jouve, Etude histotaxique des cladodes du *Ruscus aculeatus* L. (Bull. de la Soc. Botan. de France. Tome XXIV. 1877.)

Engler, *Liliaceae*. (Engler-Prantls, „Die natürlichen Pflanzenfamilien". II. 5.)

Esenbeck, Genera plantarum florae Germanicae. Vol. II. Bonnae 1843.

Falkenberg, Untersuchungen über die Vegetationsorgane der Monocotyledonen. (Just, Bot. Jahrb. 1876.)

Goebel, Organographie der Pflanzen. Zweiter Teil. Jena 1901.

Host, Flora austriaca. II. Viennae 1831.

Koch, Synopsis florae germanicae et helveticae. Tom. II. 1844.

Marcello, Sulla costituzione morfologica del cladodio presso le Asparagacee e specialmente pel genere *Ruscus*. (Boll. Soc. Natur. Napoli. XXII. 1908. p. 89—109.)

Penzig, Pflanzen-Teratologie. II. 1894.

Reinke, Die Assimilationsorgane der Asparageen. (Pringsheims Jahrb. für wissensch. Botanik. Bd. XXXI. H. 2.)

Schacht, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte flächenartiger Stammorgane. (Flora XXVI. 1853. p. 456—472.)

Szafer, Zur Kenntnis der Assimilationsorgane von *Danaë racemosa* (L.) Mönch. (Österreich. botan. Zeitschr. Jahrg. LX. 1910. No. 7.)

Van Tieghem, Sur les feuilles assimilatrices et l'inflorescence des *Danaë*, *Ruscus* et *Semele*. (Bull. de la Soc. Botan. de France. T. XXXI. 1884. p. 81—90.)

Velenovský, Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905—10.

— O phyllokladiích rodu *Danaë*. (Rozpravy české akademie. Třída II. R. I. Praha 1892.)

— Zur Deutung der Phyllokladien der Asparageen. (Beih. z. Bot. Centralbl. Bd. XV. 1903. p. 257—268.)

Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik. II. Leipzig und Wien 1903—1908. II. Aufl. 1910.

Wilbrand, Handbuch der Botanik. Darmstadt 1837.

Wildenow, Anleitung zum Selbstudium der Botanik. Berlin 1804.

Erklärung der Tafeln.

Tafel VIII.

Fig. 1. 2. 3. 4. 5. Einige Querschnitte durch das blütentragende Phyllokladium von *Ruscus Hypoglossum.*

Fig. 1. Ein Querschnitt durch die Basis des Phyllokladiums nahe oberhalb der Insertion auf dem Stengel. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe, in dem der Zentralzylinder der Gefäßbündel eingebettet ist. *d* Die einzelnen Gefäßbündel.

Fig. 2. Ein etwas höher oberhalb des letzteren (Fig. 1) durchgeführter Querschnitt durch das Phyllokladium. Der homogene Zentralzylinder der Basis spaltet sich hier durch Einschnürung in drei selbständige Gefäßbündelzylinder und zwei freie Gefäßbündel. Die dem Rande des Phyllokladiums am nächsten durchlaufenden Gefäßbündel sind durch seine Xyleme zur Mitte des ganzen Gebildes orientiert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 3. Ein Querschnitt nahe oberhalb der Stellen, wo die Stützbraktee auf dem Phyllokladium aufsitzt. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Der Zentralzylinder der Gefäßbündel, makroskopisch auf der Oberfläche des Phyllokladiums als der starke, bis zu dem Blütenstande durchlaufende Mittelnerv wahrnehmbar. *d* Die einzelnen selbständigen Gefäßbündel, von denen jeder von seiner eigenen sklerenchymatischen Scheide umhüllt ist.

Fig. 4. Ein Querschnitt durch das Phyllokladium in dem der Spitze nächsten Viertel der ganzen Länge. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Die einzelnen selbständigen Gefäßbündel. *d* Das einfache, in der Fortsetzung des unteren Zentralzylinders sich befindende Gefäßbündel.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch die kleine seitenständige Stützbraktee. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das einfache Gefäßbündel mit stark entwickelter sklerenchymatischer Scheide.

Fig. 6. 7. Zwei Querschnitte durch das sterile Phyllokladium von *Ruscus aculeatus.*

Fig. 6. Ein Querschnitt durch die Basis des Phyllokladiums. Die Erklärung ist dieselbe wie bei Fig. 1.

Fig. 7. Ein Querschnitt, nahe oberhalb der Stelle, wo sich der kurze Nerv auf der oberen Seite des Phyllokladiums abschließt. Alle Gefäßbündel sind selbständig von eigenen sklerenchymatischen Scheiden umhüllt. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *d* Die einzelnen Gefäßbündel.

Fig. 8. 9. 10. Einige Querschnitte durch das sterile Phyllokladium von *Semele androgyna.*

Fig. 8. Ein Querschnitt durch den stielartig verschmälerten Basalteil des Phyllokladiums. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das sklerenchymatische Gewebe, welches den Zentralzylinder der Gefäßbündel *d* einhüllt.

Fig. 9. Ein Querschnitt durch das Phyllokladium an den Stellen, wo der stielartig verschmälerte Basalteil sich plötzlich in eine breite „Blattspreite“ verbreitert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das Sklerenchymgewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 10. Ein Querschnitt durch die Blattspreite des Phyllokladiums. Alle Gefäßbündel *d* sind einfach und in der Fläche des Phyllokladiums orientiert. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe.

Tafel IX.

Fig. 1. Ein Querschnitt durch den Stengel von *Danaë racemosa*. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- und Wassergewebe. *c* Das Sklerenchymgewebe. *d* Die Gefäßbündel.

Fig. 2. 3. 4. 5. Einige Querschnitte durch das Phyllokladium von *Danaë racemosa*..

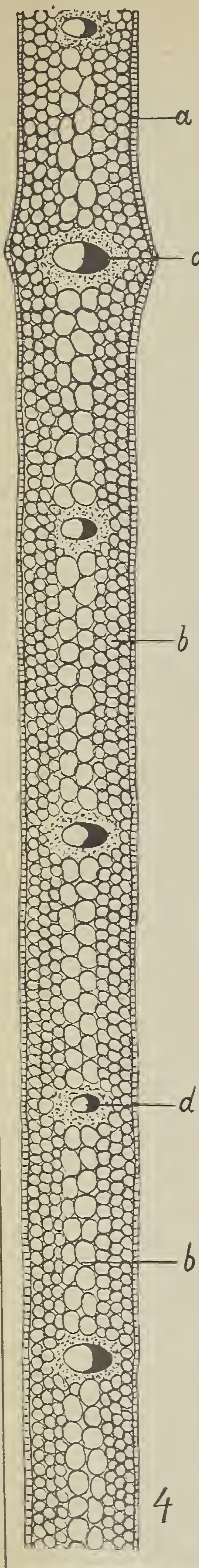
Fig. 2. Ein Querschnitt durch das gelenkartige Glied des Phyllokladiums nahe der Insertion auf dem Stengel. Die Erklärung dieselbe wie bei Fig. 1.

Fig. 3. Ein Querschnitt durch das Glied in seinen höheren Partien nahe der Stelle, wo er in die flache Blattspreite übergeht.

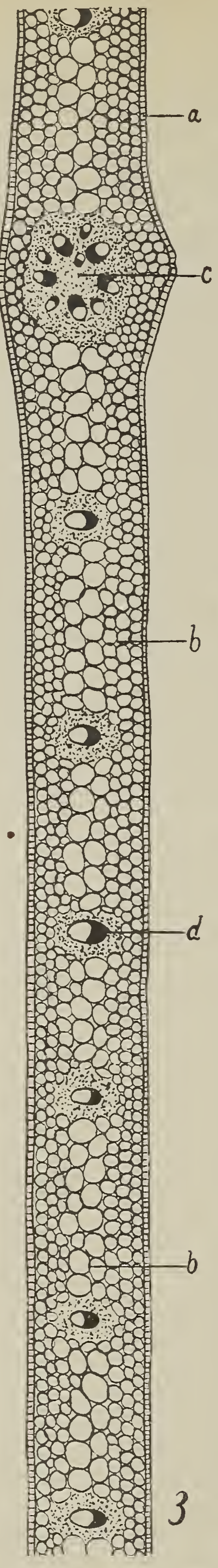
Fig. 4. Ein Querschnitt durch die flache Blattspreite des Phyllokladiums gerade oberhalb des basalen Gliedes. *a* Epidermis. *b* Assimilations-, Schwamm- uud Wassergewebe. *c* Die sklerenchymatische Scheide, welche das Gefäßbündel umhüllt.

Fig. 5. Ein Querschnitt durch die Blattspreite des Phyllokladiums in seiner oberen Hälfte. Die Erklärung ist dieselbe wie bei Fig. 4.

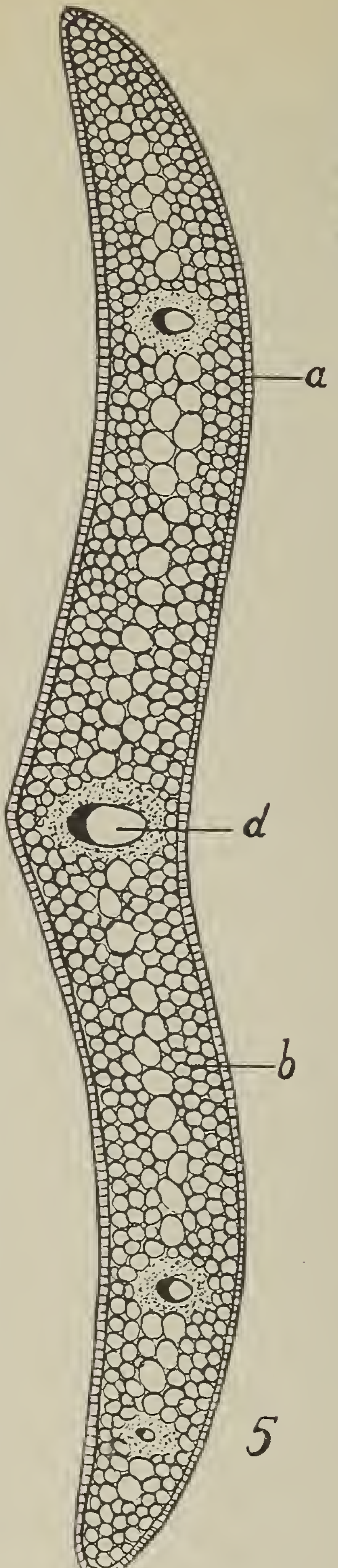
BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



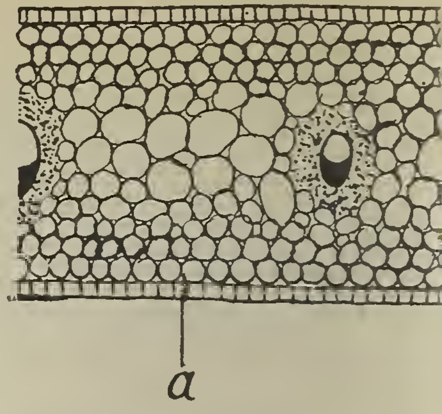
4

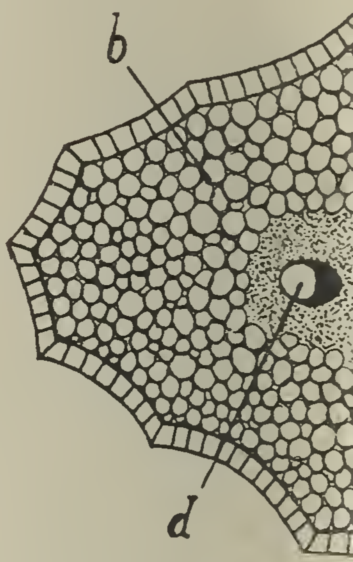


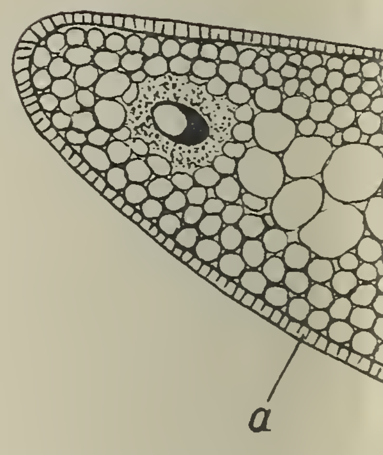
3

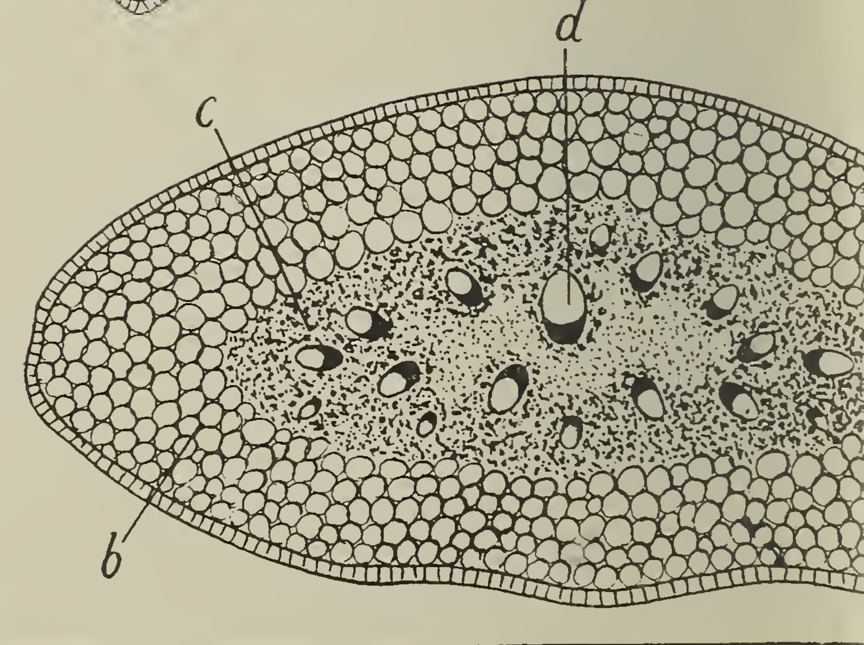


5

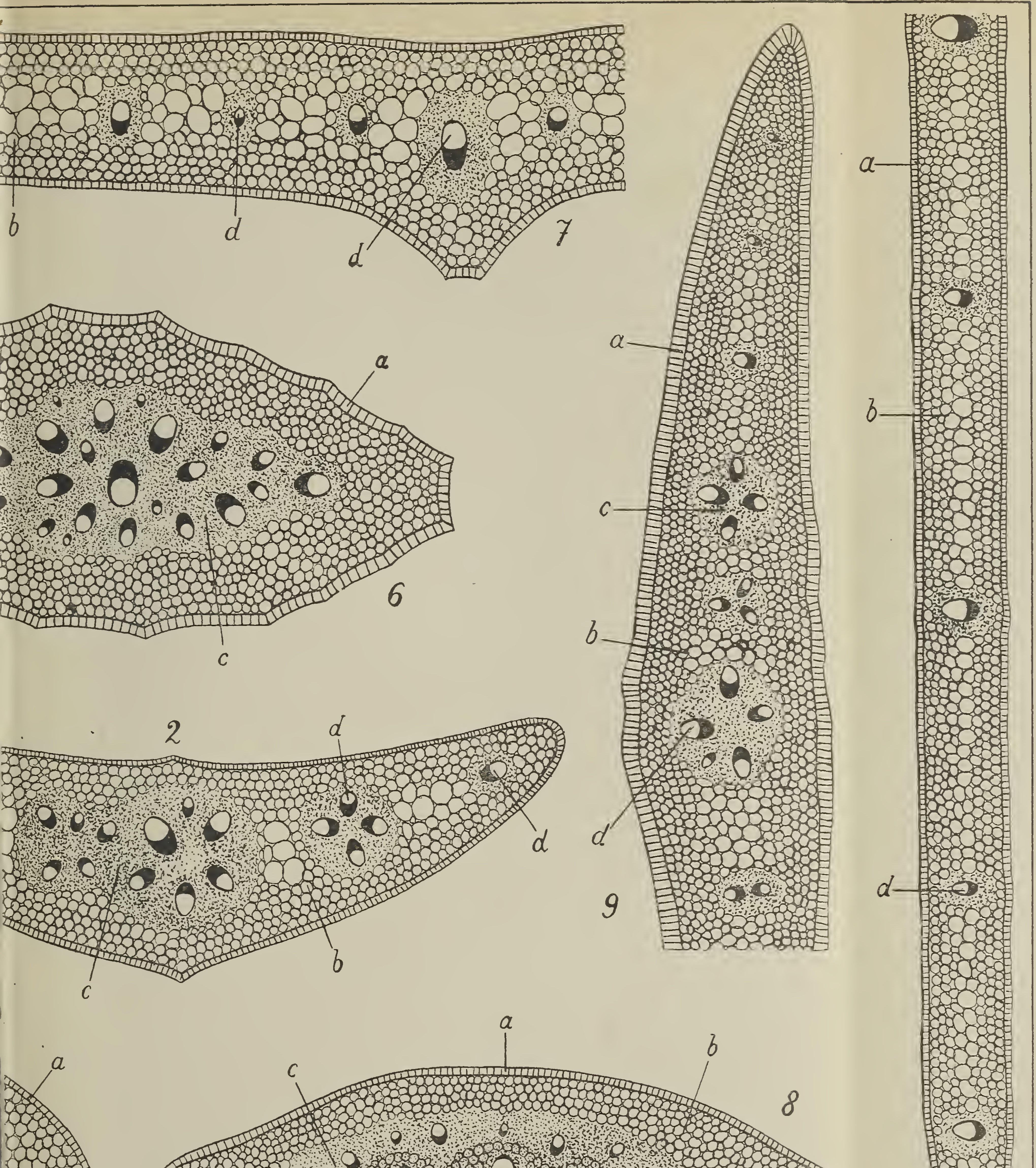






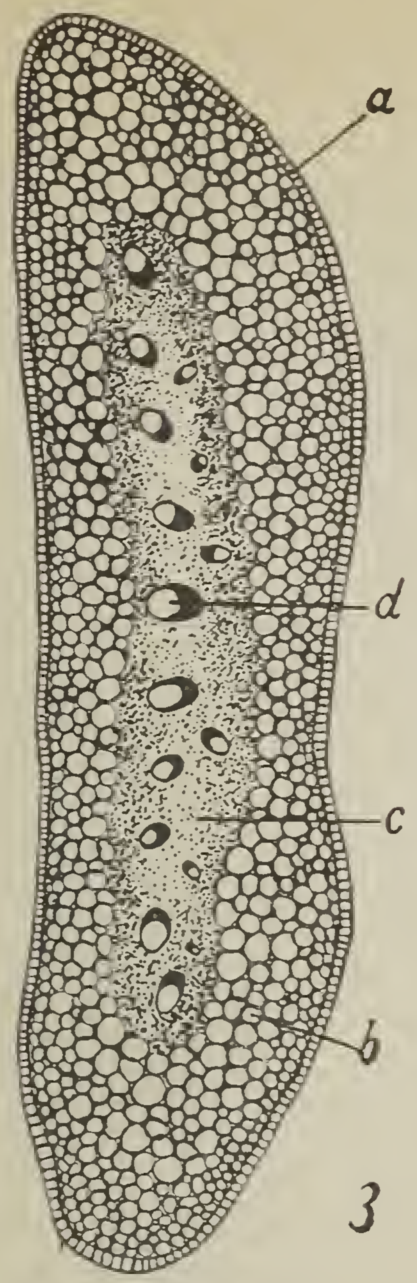


G. Daněk ad nat. del.

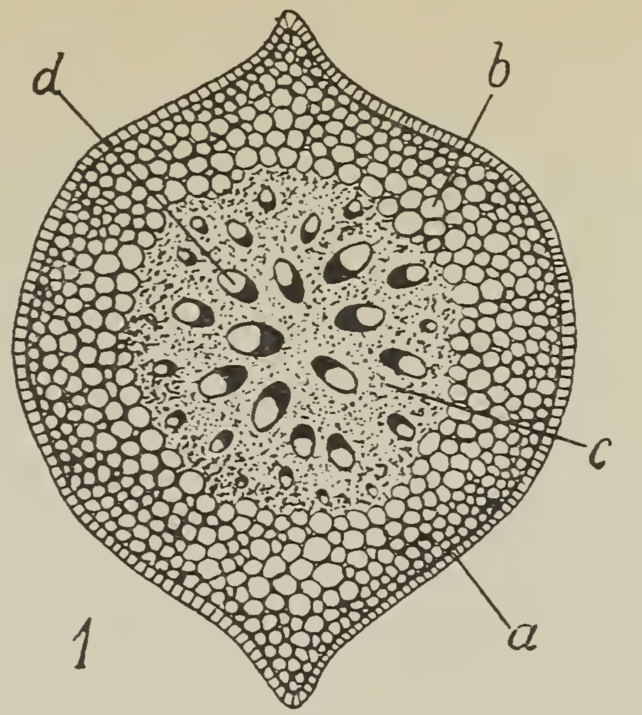

b
d
d
7
a
6
c
2
d
d
c
b
a
1
a
c
b
8
d
a
c
b
d
9
a
b
d
10

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

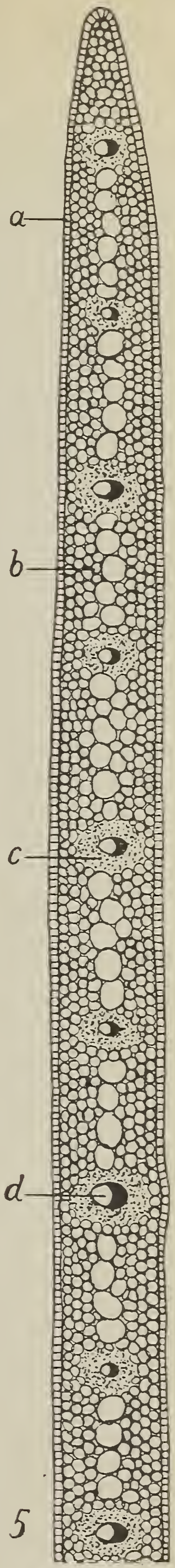
BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY



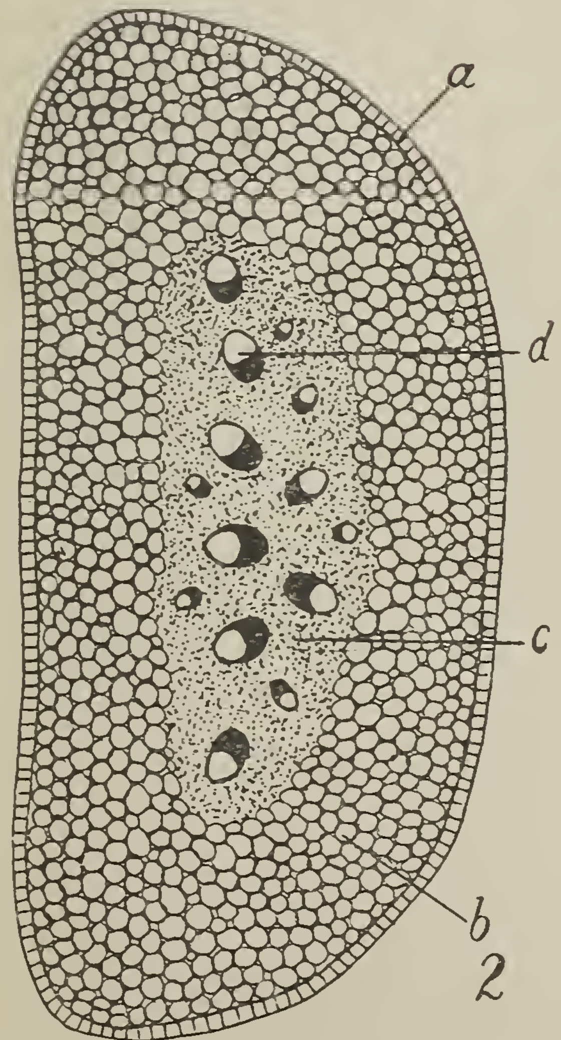
3



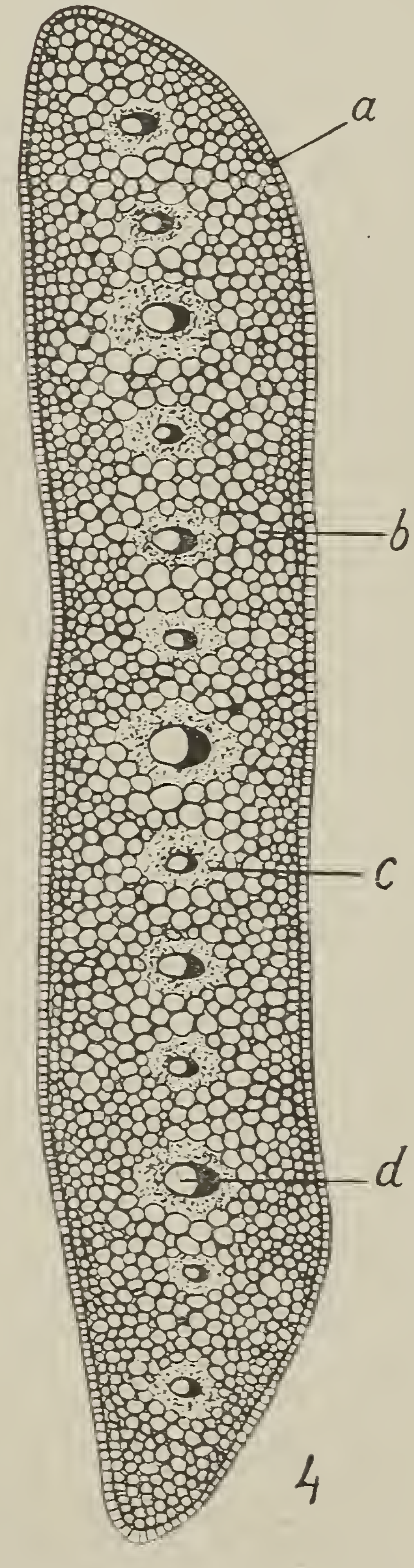
1



5



2



4

G. Daněk ad nat. del.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM ★ NATURAL HISTORY
B D

Über die Kernstruktur und Kernteilung bei Closterium.

Siebenter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese.

Von

C. van Wisselingh, Groningen (Holland).

Mit Tafel X.

Historisches.

Während die Kernstruktur und die Karyokinese bei *Spirogyra* wiederholt untersucht worden sind, waren bis vor kurzem die Kerne beim Genus *Closterium* noch wenig Gegenstand wissenschaftlicher Forschung gewesen. Solches ist auffallend, denn zumal bei letztgenannntem Konjugaten können die Kerne eine beträchtliche Größe erreichen.

Die wenigen Angaben in der Literatur über die Struktur des ruhenden Kernes bei *Closterium* bis zu dem Jahre 1910 stimmen im allgemeinen darin miteinander überein, daß der Kern demjenigen anderer Algen ähnlich ist, besonders dem von *Spirogyra*. De Bary¹) erwähnt z. B.: Ein Zellkern von der für *Spirogyra*, *Zygnema* beschriebenen Struktur nimmt die Mitte der Desmidieenzelle ein. De Wildeman²) schreibt: Le noyau des *Closterium* est du même type que celui des *Cosmarium* et des *Spirogyra*. Dazu ist zu bemerken, daß die Mitteilungen über die Ähnlichkeit der Kerne der Klosterien mit den Kernen von *Spirogyra* und anderen Konjugaten nur geringen Wert haben, besonders weil die Botaniker im allgemeinen selbst über die Struktur der Spirogyrakerne, welche so oft untersucht worden sind, noch überhaupt keine einigermaßen bestimmte Meinung haben. Wie verschieden sind z. B. die Ansichten über den Nukleolus bei *Spirogyra*. Einige Untersucher behaupten,

---

¹) De Bary, A., Untersuchungen über die Familie der Conjugaten. 1858. p. 40.

²) De Wildeman, E., Recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryokinèse dans la règne végétale. (Extr. des Annales de la Soç. belge de microsc. T. XV. 1891. p. 47 u. folg.)

daß derselbe mit den allgemein im Pflanzenreich vorkommenden Nukleolen identisch ist, während andere ihn als einen kleinen Kern betrachten, der in einem größeren liegt. Mit der alleinigen Erwähnung der Übereinstimmung des Kernes von *Closterium* mit dem von *Spirogyra* wird deshalb wenig gesagt.

De Wildeman[1]) erwähnt einige Einzelheiten des Kernes von *Closterium*. Nach ihm besteht derselbe aus einer abgerundeten oder rechtwinkligen Masse mit einem großen, zentralen Nukleolus. Der Kern enthält fast keine Substanz, welche Farbstoff speichert, während der Nukleolus stark gefärbt wird, einerlei welches Reagens man anwendet. Bemerkenswert ist, daß de Wildeman bei der Untersuchung von lebendigem Material zu einigermaßen anderen Resultaten gelangt ist, als beim fixierten. Bei lebendigem Material fand er bedeutende Abweichungen. In einigen Fällen war der Nukleolus abgerundet, wie beim fixierten, aber in anderen hatte die zentrale Masse eine körnige Beschaffenheit und mangelte ihr eine bestimmte Form. Oft konnte genannter Forscher kleine Kügelchen unterscheiden, die getrennt oder miteinander vereinigt waren. Durch Zusammenfließung wurde die Zahl dieser Körperchen weniger.

Lauterborn[2]) hat in seiner großen Arbeit über die Diatomeen auch eine Abbildung und eine Beschreibung des ruhenden Kerns einer Closteriumart gegeben. Nach genanntem Forscher ist das Chromatin fast vollständig in dem Nukleolus kondensiert und kommen in dem netzigwabigen Gerüstwerke verdickte Knotenpunkte vor.

Die Mitteilungen in der Literatur über die Kernteilung bei *Closterium* sind bis 1910 ebenso spärlich als die über die Kernstruktur. Einige Forscher, besonders Fischer,[3]) Hauptfleisch[4]) und Lütkemüller,[5]) haben ausführliche Untersuchungen über die Teilung der Klosterien gemacht, aber ihre Untersuchungen beziehen sich fast ausschließlich auf die Zellwand.

Von mehreren Forschern, u. a. Fischer[6]) und de Wildeman,[7]) wird die Aufmerksamkeit gerichtet auf die Teilung der Chromatophoren, welche vor oder während der Kern- und Zellteilung anfängt und ferner auf die Wanderung der Tochterkerne längs der Zellwand nach den Stellen, wo die Chromatophoren entzwei geteilt werden. Fischer erwähnt auch noch, daß mehrere Kernkörperchen in den Tochterkernen vorkommen.

Lauterborn[8]) gibt in seiner oben zitierten Arbeit Abbildungen und eine Beschreibung von zwei Stadien der Karyokinese bei *Closterium,* nämlich des Knäuelstadiums und der Kernplatte. Das Knäuelstadium zeigt nach Fixierung und Färbung zahlreiche stark gefärbte Kugeln, die durch schwächer sich färbende Verbindungsstränge in ihrer Lage gehalten werden. Der Nukleolus erscheint deformiert und nur ganz schwach gefärbt. Lauterborn erwähnt, daß sich aus seiner Substanz wohl sicher die zahlreichen kugeligen Chromosomen zusammensetzen. Im Kernplattenstadium bilden nach Lauterborn die zahlreichen Chromosomen einen Ring und haben die Lininbestandteile des Kernes sich zu einer sehr breiten zylindrischen Kernspindel angeordnet. Die Chromosomen umgeben reifenartig den Äquator der Spindel. Ihre biskuitförmige Gestalt deutet auf eine beginnende Halbierung.

---

[1]) l. c.

[2]) Lauterborn, R., Untersuchungen über Bau, Kernteilung und Bewegung der Diatomeen. 1896. Fig. 66.

[3]) Fischer, A., Über die Zellteilung der Closterien. (Bot. Zeitung. 1883. No. 14. p. 225.)

[4]) Hauptfleisch, P., Zellmembran und Hüllgallerte der Desmidiaceen. (Inaug.-Dissert.) 1888.

[5]) Lütkemüller, J., Die Zellmembran der Desmidiaceen. (Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1902. Bd. VIII. p. 347.

[6]) l. c. p. 226, 232 u. 233.

[7]) l. c. p. 50, 51 u. 52.

[8]) l. c. Fig. 67 u. 68.

Klebahn[1]) hat bei keimenden Zygoten von *Closterium* Entdeckungen gemacht, welche für die Kenntnis der Kernteilung von Wichtigkeit sind. In denselben beobachtete er die Vereinigung beider Kerne zu einem Kern, weiter die mitotische Teilung dieses Kernes in zwei gleiche Tochterkerne und die nachherige Mitose dieser Tochterkerne, die dabei jeder zwei ungleiche Kerne hervorbringen. Die Bilder von Klebahn zeigen deutlich, daß die Kerne sich mitotisch teilen und daß dabei Spindelbildung stattfindet. Die Kern- und Zellteilung der vegetativen Zellen hat Klebahn nicht untersucht.

Im Jahre 1910 erschien von mir[2]) eine vorläufige Mitteilung über die Karyokinese bei *Closterium Ehrenbergii* und ungefähr ein Jahr später veröffentlichte Lutman[3]) eine Abhandlung über die Karyokinese bei *Closterium.* Die Beobachtungen dieses Forschers stimmen im allgemeinen mit den meinigen überein und in mancher Hinsicht haben beide zu ähnlichen Folgerungen geführt. Lutman untersuchte *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium moniliferum.* Die von ihm angewendete Methode besteht in Fixieren mit dem Flemmingschen Gemisch oder mit einem anderen Fixiermittel, Anfertigen von Mikrotomschnitten und Färben mit drei Farbstoffen oder mit Hämatoxylin und Eisenalaun.

Lutman gelangte zu folgenden Resultaten: Der größte Teil der Kernhöhle wird eingenommen von einem sehr feinen Netzwerk, das nur schwach gefärbt wird. Die Stellen, welche dunkler gefärbt werden, betrachtet er als Knoten im Netzwerk und nicht als besondere Körperchen. In der Mitte des Kerns befindet sich eine Masse, die stark gefärbt wird und dieselbe Stelle einnimmt wie der Nukleolus bei den höheren Pflanzen und wahrscheinlich auch dieselbe Funktion hat wie dieser. Bei *Closterium moniliferum* bildet diese Masse einen eckigen Körper; bei *Closterium Ehrenbergii* ist sie aus einer Anzahl Körperchen zusammengesetzt, die zum Teil auf verschiedene Weise zusammengeschmolzen sind und teils eckige, teils abgerundete Umrisse zeigen.

---

[1]) Klebahn, H.. Studien über Zygoten. I. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium.* (Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XXII. p. 420 u. folg.)

[2]) Over de kernstructuur en de karyokinese bij *Closterium Ehrenbergii* Men. [On the structure of the nucleus and karyokinesis in *Closterium Ehrenbergii* Men.] (Verslag v. de Verg. der Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam, Wis- en Natuurk. Afd., van 25 Juni 1910. p. 170.)

[3]) Lutman, B. F., Cell and nuclear division in *Closterium.* (Botan. Gazette. 1911. Vol. LI. p. 401—430.)

Wenn die Kernteilung anfängt, bildet nach Lutmann das Netzwerk einen Faden (Spirem), der mittelst Querschnitt in eine Anzahl Chromosomen auseinanderfällt. Dieser Kernfaden zeigt eine unregelmäßige Kontur; das gilt anfangs auch für die Chromosomen, aber später haben diese eine glatte Oberfläche. Die Form des Kernes ändert sich; sie verliert ihre scharfe Kontur. Bei den zukünftigen Polen der Kernspindel wird sie dicker und beim Äquator dünn und unregelmäßig. Die Kernspindel selbst ist hauptsächlich cytoplasmatischer Natur. Eine Einwachsung von Spindelfasern im Kern ist nicht wahrnehmbar. Die Chromosomen sind mittelst schwach gefärbter Fäden miteinander und mit der Kernwand verbunden. Die Kernspindel ist weit und hat gleichen Umfang an den Polen und in der Mitte. Keine Zentrosomen erscheinen an den Polen. Kugelförmige Körper, die man bisweilen beobachtet, können metaplasmatischer Natur sein oder vielleicht Reste des alten Nukleolus. Die Spindel ist an zwei Seiten mittelst Plasmasträngen aufgehängt. Im äquatorialen Durchschnitt der Kernfigur sind die stabförmigen Chromosomen geordnet. Fäden, die von jedem Chromosom nach den beiden Polen laufen, ziehen die Chromosomen, welche sich der Länge nach spalten, entzwei. Die Chromosomen rücken nach den Polen; anfangs liegen sie da in einer Fläche; mit den Enden fügen sie sich zusammen und bilden auf diese Weise ein Dispirem. Das Spirem enthält anfangs alles Chromatin. Aus dem Spirem entwickelt sich das Netzwerk. Im Netzwerk erscheinen zahlreiche kleine Körperchen, die stärker gefärbt werden als das Netzwerk selbst. Diese fließen zusammen und bilden oft Massen von beträchtlichem Umfang. Wenn der Kern sich längs der Zellwand fortbewegt, bilden sie zwei Gruppen, und zuletzt haben sie sich in der Mitte des Kerns zu einem Körper vereinigt. Dieser Körper ist der Nukleolus. Bei *Closterium Ehrenbergii*, wo nur eine teilweise Zusammenfließung stattfindet, besteht derselbe aus einer Anzahl zusammenhängender Massen; bei *Closterium moniliferum* ist die Zusammenfließung vollkommen.

Bevor die Querwand geschlossen ist, fängt die Wanderung der Tochterkerne an; sie begeben sich nach der Peripherie und wohl nach der konvexen Seite; sie gehen um den Chromatophoren und durch die Gruben derselben, wo sich Plasmabahnen befinden. Wenn sie zu der Einschnürung der Chromatophoren gelangen, ändert sich ihre Form. Lutman nimmt an, daß die Teilung der Chromatophoren unter ihrem Einfluß vollendet wird.

Eigene Untersuchungen.

Material.

Vor vielen Jahren hatte ich schon die Absicht, bei *Closterium* Untersuchungen über die Kern- und Zellteilung anzustellen, aber wegen Mangels an genügendem Material mußte ich mehrmals meine Versuche aufgeben, bis es mir im März und April 1910 gelang, *Closterium Ehrenbergii* Menegh. während einiger Zeit mit gutem Erfolg zu kultivieren; im Juni und Juli 1911 gelang mir dies auch mit *Closterium acerosum* (Schrank) Ehrenb. Demzufolge verfügte ich über überflüssiges und gesundes Material von beiden Arten mit zahlreichen, in Teilung begriffenen Exemplaren, so daß ich imstande war, alle vorkommenden Teilungsstadien zu wiederholten Malen einer Untersuchung zu unterwerfen.

Beide Closterien gehören zu den großen Arten. Die Länge von fünf sich teilenden, also ausgewachsenen Exemplaren von *Closterium Ehrenbergii* belief sich auf 488 bis 580 μ, durchschnittlich auf 537 μ; die Länge von acht Exemplaren von *Closterium acerosum*, welche in Teilung begriffen waren, variierte zwischen 328 und 644 μ und war durchschnittlich 483 μ.

Im Querschnitt sind beide Closterien rund. Wenn man *Closterium Ehrenbergii* von der Seite betrachtet, so zeigt seine Form sich der Mondsichel ähnlich; die Spitzen sind stumpf. *Closterium acerosum* ist in der Mitte zylindrisch; seine Enden sind verdünnt und schwach gebogen; die Spitzen sind stumpf.

Methode.

Bei lebendigem Material kann man nur wenig von der Kernteilung beobachten, weniger als bei *Spirogyra;* deshalb mußte die Untersuchung hauptsächlich an fixiertem Material stattfinden. Als Fixiermittel wurde das Flemmingsche Gemisch gebraucht (1 Gramm Chromsäure, 6 Gramm Eisessig, 0,5 Gramm Osmiumsäure, 120 ccm destilliertes Wasser). Um die Kernfigur deutlich wahrnehmbar zu machen, wurde eine Chromsäurelösung angewendet. Mittelst derselben wurde das Cytoplasma mit den Chromatophoren und der Stärke gelöst. Wenn dieses stattgefunden hat, fallen die platten Kerne um, was für die Untersuchung einen großen Vorteil gewährt, weil man dadurch die Gelegenheit hat, denselben Kern in horizontaler und in vertikaler Stellung zu untersuchen; das gilt sowohl für den ruhenden Kern als auch für die verschiedenen Teilungsstadien. Wenn die Chromsäure während längerer Zeit einwirkt, so übt sie auch auf die Kerne eine lösende Wirkung aus; sie greift dabei die verschiedenen Teile in verschiedenem Maße an, was auch zur Erlangung einer genauen Kenntnis der Kernstruktur beiträgt.

Die obenerwähnte Methode habe ich schon früher beschrieben.¹) Bezüglich derselben werde ich deshalb nicht auf die Einzelheiten

---

¹) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. Jahrg. 56. 1898. Abt. I. p. 199.) — Über das Kerngerüst. Zweiter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. Jahrg. 57. 1899. Abt. I. p. 155.) — Über Kernteilung bei *Spirogyra*. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Flora od. Allgem. bot. Zeitung. Bd. 87. 1900. p. 356.) — Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Bot. Zeitung. Jahrg. 61. 1903. Abt. I. p. 210.) — Über die Karyokinese bei *Oedogonium*. Sechster Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Beih. z. Botan. Centralbl. Bd. XXIII. 1908. Abt. I. p. 138, 139, 140 ff.)

eingehen. Nur will ich darauf hinweisen, daß man das Material sehr vorsichtig mit dem Flemmingschen Gemisch behandeln muß. Die Kerne müssen durch die Behandlung mit demselben gegenüber Chromsäure eine sehr große Widerstandsfähigkeit erhalten; das Cytoplasma mit den Chromatophoren und der Stärke muß sich dagegen allmählich in der Chromsäurelösung auflösen, ohne sich zusammenzuziehen oder zu zerfließen. Um das zu erreichen, wurde mit wenig Flemmingschem Gemisch fixiert und wurde täglich geprüft, ob die Einwirkung genügend gewesen war, und bisweilen wurde, falls es nötig war, noch etwas Flemmingsches Gemisch hinzugefügt.

Die Behandlung mit Chromsäure wurde bisweilen mit einer Färbung der Kerne kombiniert. Dafür wurde eine wässerige, neutrale oder mit verdünnter Essigsäure schwach angesäuerte Lösung von Brillantblau extra grünlich gebraucht, mit welcher die Präparate nach Auswaschung der Chromsäure behandelt wurden. Die Färbung wurde angewendet, um die feinsten Teile des Kerngerüstes, wie zum Beispiel die feinen, fadenförmigen Verbindungen zwischen den Chromosomen, wahrnehmbar zu machen.

Closterium und Spirogyra.

Bevor ich zu der Erwähnung meiner Resultate übergehe, muß ich kurz den Standpunkt angeben, auf den ich mich stelle hinsichtlich der sehr verschiedenen Ansichten über die Kernstruktur und die Karyokinese bei *Spirogyra*, weil der Leser sonst nicht begreifen würde, was ich mit Ausdrücken meine, wie ähnlich mit oder verschieden von *Spirogyra*.

Nach meinen letzten Publikationen über die Karyokinese von *Spirogyra* habe ich noch mehrmals Untersuchungen über dieselbe angestellt, sowohl bei Arten, über welche ich schon publiziert hatte, als bei anderen. Diese Untersuchungen haben nimmer Zweifel an den früher von mir erhaltenen Resultaten erregt. Im allgemeinen zeigten die neu untersuchten Arten nur kleine Verschiedenheiten gegenüber den früher untersuchten. Nur die Untersuchung einer aus England empfangenen Spezies führte zu neuen Ergebnissen. Ich habe die Absicht, darüber später Mitteilungen zu machen.

Alle von mir untersuchten Spezies stimmen darin überein, daß der Nukleolus oder die Nukleolen als kleine Kerne in einem großen Kern betrachtet werden müssen, eine Vorstellung, welche in Übereinstimmung ist mit der Ansicht Carnoys,¹) der zuerst auf die merkwürdige Struktur, welche der Nukleolus bei *Spirogyra* besitzt, die Aufmerksamkeit lenkte. Wie es sich mir²) gezeigt hat, kann man alle Teile, die man bei einem Kern beobachten kann, auch bei dem Nukleolus von *Spirogyra* mit zweckmäßigen Mitteln nachweisen, nämlich eine Wand und einen Inhalt, der einen oder

---

¹) Carnoy, J. B., Biologie cellulaire. Fasc. 1. p. 236.

²) Über den Nukleolus von *Spirogyra*. (l. c. p. 220 u. folg.) Über Kernteilung bei *Spirogyra*. (l. c. p. 374 u. folg. p. 359 u. 360.) Über abnormale Kernteilung. (l. c. p. 215 u. folg. u. p. 241.)

zwei Fäden oder ein Gerüst enthält, gleich wie sie Kerne gewöhnlich haben, nebst einer Substanz, welche mit derjenigen der gewöhnlichen Nukleolen verglichen werden kann. Meist füllen die genannten Inhaltsbestandteile den Raum im Nukleolus nicht ganz aus und kann man noch eine oder mehrere, Flüssigkeit enthaltende Höhlen im Nukleolus unterscheiden. Auch bei der Teilung zeigen bei *Spirogyra* die Nukleolen sehr wichtige Punkte von Übereinstimmung mit Kernen, wie z. B. die Auflösung der Wand und der Substanz, welche mit der der gewöhnlichen Nukleolen Ähnlichkeit zeigt, und die Längsspaltung von Körperchen, die mit Chromosomen verglichen werden können. Wie aus Obigem hervorgeht, bleibe ich, was den Kern von *Spirogyra* anbetrifft, bei meiner früher gegebenen Vorstellung.

Die Kerne von *Spirogyra* sind, soweit die Untersuchung reicht, von allen pflanzlichen Kernen verschieden durch ihre merkwürdigen Nukleolen. Es versteht sich, daß ich bei der Untersuchung der noch wenig bekannten Kerne von *Closterium* besonders meine Aufmerksamkeit auf die Nukleolen richtete, deren eigentümliches Aussehen schon die Aufmerksamkeit der Untersucher erregt hatte. Die Lösung der Frage, ob *Closterium* ebenso merkwürdige Nukleolen hat wie *Spirogyra* und die beiden Konjugaten in dieser Hinsicht miteinander übereinstimmen, war für mich also ein wichtiger Punkt der Untersuchung. Jedoch habe ich bei *Closterium* auch in anderen Hinsichten versucht, so viel als möglich unsere Kenntnis der Kernstruktur und der Karyokinese zu fördern.

Der ruhende Kern.

Der Kern befindet sich bei vollwüchsigen Exemplaren von *Closterium* gewöhnlich ungefähr in der Mitte der Zelle, d. h. ungefähr gleich weit von den beiden Enden der Zelle und im Querschnitt überall ungefähr gleich weit von der Zellwand. Von dieser Regel kommen jedoch Ausnahmen vor. Bei beiden Closteriumarten befindet der Kern sich oft näher bei dem einen Ende als beim anderen[1]) und bei *Closterium Ehrenbergii* kommt es bisweilen vor, daß der Kern sich bedeutend näher befindet bei dem Teil der Wand, der demselben die konkave Seite zuwendet. Bei vollwüchsigen Closterien kommt der Kern immer in der letztgebildeten Zellhälfte vor, in geringer Entfernung der älteren Zellhälfte oder ungefähr in der Mitte eines eingeschaltenen Membranstückes, also immer in dem letztgebildeten Teil der Zelle, dessen Wand etwas dünner ist.

Was die Form anbetrifft, so stimmen die Kerne der beiden Closterien mit denen vieler Spirogyraspezies überein. Dieselben sind einigermaßen platt, auf der Kante gesehen oval (Fig. 1 und Fig. 21), von der Seite gesehen rund (Fig. 2 und Fig. 22). Die Stellung der Kerne in den Zellen ist auch dieselbe wie bei *Spirogyra*.

---

[1]) van Wisselingh, C., Über die Zellwand von *Closterium*. (Zeitschr. f. Bot. Jahrg. 4. p. 376.)

Die Seiten sind den Enden der Zellen zugekehrt. Die Kerne sind von einem Plasmaschichtchen (Fig. 1) umgeben und kurze Plasmastränge oder Aufhängefäden gehen vom Kern nach dem wandständigen Plasma (Fig. 1).

Die Größe der Kerne übertrifft bei *Closterium Ehrenbergii* die der Spirogyrakerne. Hierunter folgen einige Angaben des Durchmessers von Kernen von *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* und einiger dicker Spirogyraspezies.

Closterium Ehrenbergii Menegh., gefunden bei Groningen, von 37 bis 66 μ, im Durchschnitt 53 μ.

Closterium acerosum (Schrank.) Ehrenb., gefunden bei Groningen, von 27 bis 38 μ, im Durchschnitt 31 μ.

Spirogyra crassa Ktz., gefunden bei Utrecht und determiniert von Moll[1]), von 40 bis 44 μ, im Durchschnitt 42 μ.

Spirogyra maxima (Hass.) Wittr., gefunden bei Groningen, von 31 bis 40 μ, im Durchschnitt 36 μ.

Spirogyra triformis n. sp. (mit sechs Chromosomen in der Kernplatte)[2]), gefunden bei Steenwyk, von 27 bis 31 μ, im Durchschnitt 28,5 μ.

Spirogyra setiformis (Roth.) Kg., gefunden bei Steenwyk, von 27 bis 31 μ, im Durchschnitt 27 μ.

Bei dem Kern von *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 1 und 2) und *Closterium acerosum* (Fig. 21 und 22) kann man dieselben zusammensetzenden Teile unterscheiden, welche im allgemeinen bei Kernen vorkommen, nämlich die Kernmembran, das Kerngerüst, den Nukleolus oder die Nukleolen und den Kernsaft. Die Kernwand ist dünn; sie scheint dünner als bei *Spirogyra* zu sein. Sie leistet der Einwirkung der Chromsäure nicht lange Widerstand. Das Kerngerüst hat eine feine, gleichmäßige, netzartige Struktur. Sehr stark verdickte Knoten oder Punkte kommen im Netzwerk nicht vor.

Bei *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 1 und 2) hat der Nukleolus ein eigentümliches Aussehen. Er besteht aus einer Ansammlung meist runder oder abgerundeter, polyedrischer Körperchen, die größtenteils aneinander festsitzen, die man aber mit geeigneten Mitteln doch deutlich voneinander unterscheiden kann. Wenn man das Kerngerüst in Chromsäure auflöst, so kann man leicht konstatieren, daß viele der kleinen Körperchen aneinander befestigt sind. Jedes Körperchen kann man als einen besonderen kleinen Nukleolus betrachten und das Ganze als eine Ansammlung kleiner Nukleolen. Bisweilen kommen zwischen diesen ein oder ein Paar vor, die bedeutend größer als die anderen sind und dabei mehr oder weniger kugelförmig sind. Es kommt mir vor, daß die kleinen Nukleolen in den Maschen des netzartigen Kerngerüstes liegen, was wahrscheinlich die Zusammenfließung zu einem großen Nukleolus verhütet. Bei der Besprechung der Karyokinese wird es sich zeigen, daß für diese Ansicht und auch für die Folgerung, daß die Nukleolen aus flüssiger Substanz bestehen, Gründe beizubringen sind. Bei *Closterium acerosum* (Fig. 21 und 22) befindet sich mitten in dem Kern ein großer Nukleolus.

---

[1]) Moll, J. W., Observations on Karyokinesis in *Spirogyra.* (Verhandel. d. Koninkl. Akad. v. Wetensch. te Amsterdam. Sect. 2. D. 1. No. 9. p. 16.)

[2]) van Wisselingh, C., Über Kernteilung bei *Spirogyra.* (l. c. p. 356 u. 362.)

Die kleinen Nukleolen bei *Closterium Ehrenbergii* und der Nukleolus bei *Closterium acerosum* stimmen mit den Nukleolen, die man allgemein im Pflanzenreich findet, überein und nicht mit den bei *Spirogyra* im normalen Zustand anwesenden Nukleolen. Mit kleinen Kernen können sie überhaupt nicht verglichen werden. Sie haben keine Wand und ebensowenig ist bei *Closterium Ehrenbergii* die Ansammlung von Nukleolen von einer Wand umgeben; auch können keine Fäden als integrierende Bestandteile in den Nukleolen unterschieden werden oder mittels Chromsäure aus denselben isoliert werden, wie es bei dem Nukleolus von *Spirogyra* der Fall ist.

Bedeutende Unterschiede zwischen den Nukleolen in verschiedenen Kernen, wie nach de Wildeman bei *Closterium* sich zeigen, habe ich bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* nicht gefunden. Wohl bilden bei *Closterium Ehrenbergii* die kleinen Nukleolen in einigen Kernen eine mehr oder weniger kompakte Masse und in anderen eine Masse, die etwas lockerer aussieht, was wahrscheinlich de Wildeman zur Annahme von zweierlei Typen geführt hat, aber essentielle Unterschiede sind von mir nicht konstatiert worden.

Karyokinese.

Wenn bei *Closterium Ehrenbergii* oder bei *Closterium acerosum* bald Teilung stattfinden wird, so treten sowohl im Cytoplasma als beim Kern Veränderungen auf. Die beiden Chromatophoren zeigen in einiger Entferung vom Kern eine Einschnürung, als Anfang einer Trennung in zwei Teile. Bei dem Kern sammelt sich Cytoplasma an und der Kern selbst zeigt auch bedeutende Modifikationen. Diese sind bei den zwei Closteriumarten nicht dieselben.

Bei *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 3) findet folgendes statt: Die Nukleolen verbreiten sich in dem Kern; das Kerngerüst bildet wahrnehmbare Fäden und die Kernwand wird aufgelöst. Von diesen drei Prozessen ist die Verbreitung der zahlreichen Nukleolen im Kern am meisten auffallend. Die Fäden, welche aus dem Kerngerüst entstehen, sind anfangs perlenschnurförmig. Sie ziehen sich allmählich zusammen und bilden eine große Zahl dickere, kurze Fäden oder Chromosomen. Während solches stattfindet, vereinigen viele Nukleolen sich, so daß große Kugeln entstehen. Die Veränderungen, welche das Kerngerüst erleidet, scheinen mit der Vereinigung der Nukleolen im genauesten Zusammenhang zu stehen. Durch die Zusammenziehung des Kerngerüstes zu dickeren Fäden scheinen die Nukleolen mehr Gelegenheit zu haben, zusammenzufließen. Die zahlreichen Nukleolen bilden ein Hindernis für die genaue Beobachtung der Kernfäden. Diese gelingt aber sehr gut mit Hilfe von Chromsäurelösung. (Fig. 4.) Nachdem das Cytoplasma sich in derselben aufgelöst hat, fällt der Kern um und darauf findet ein allmähliches Auseinanderfallen statt. Die perlenschnurförmigen Kernfäden werden dann deutlich wahrnehmbar. Nach Auswaschung der Chromsäure kann man mittelst Brillantblau extra grünlich nachweisen, daß die Kernfäden durch kurze, feine Fädchen miteinander verbunden sind. Die Auflösung dieser feinen Verbindungen läßt das Kerngerüst auseinanderfallen. Bei Weiterführung der Chromsäureeinwirkung werden auch die Kernfäden und Nukleolen aufgelöst. Ich konnte dabei bemerken, daß die Kernfäden etwas länger Widerstand leisten als die Nukleolen. Die Zusammenfließung der Nukleolen zu Kugeln während der Karyokinese beweist, daß sie aus einer flüssigen Substanz bestehen. Wenn die Kernwand aufgelöst ist und das Gerüst sich zusammenzieht, geraten die Nukleolen großenteils außerhalb des Kernes; demzufolge beobachtet man bei mehr vorgerückten karyokinetischen Zuständen auf beiden Seiten der Kernfiguren eine große Anzahl Kugeln von verschiedener Größe (Fig. 6 u. 7). Allmählich lösen sich diese im Cytoplasma auf.

Bei *Closterium acerosum* modifiziert die Form des Kerns sich beim Anfang der Karyokinese. Auf die Kante gesehen, ist der Kern dann nicht mehr oval, sondern ungefähr rechtwinkelig (Fig. 23). Das feine, gleichmäßige Netzwerk erhält ein anderes Aussehen (Fig. 23 und 24); es bekommt eine gröbere Struktur; man kann eine große Anzahl Verdickungen in demselben unterscheiden, nämlich kurze, dicke Körperchen oder Chromosomen, welche gleichmäßig im Kern verbreitet sind. Bei vorgerückter Einwirkung der Chromsäurelösung werden die feinen Verbindungen zwischen den kurzen Chromosomen und der Nukleolus aufgelöst. Die Chromosomen zeigen sich dann als eine Anzahl lose herumschwimmender Körner und bleiben noch während einiger Zeit wahrnehmbar. Während der Karyokinese wird der Nukleolus aufgelöst. Der Nukleolus gerät bei *Closterium acerosum* nicht aus dem Kern ins Cytoplasma, wie es mit den Nukleolen von *Closterium Ehrenbergii* der Fall ist. Sowohl bei lebendigem als auch bei fixiertem Material kann man überhaupt nichts wahrnehmen, was darauf hinweist. Bei lebendigem Material sieht man den Nukleolus während der Karyokinese allmählich undeutlich werden und zuletzt verschwinden. Die Kernwand wird aufgelöst.

Wenn der Kern bei *Closterium Ehrenbergii* und bei *Closterium acerosum* die obenerwähnten Veränderungen erlitten hat, fängt die Bildung der Kernplatte an. Die Chromosomen rücken nach der Teilungsebene des Kernes oder Äquatorialebene und schließlich befinden sie sich alle in dieser Ebene. Die Kernplatte (Fig. 6, 7, 25 und 26) ist dann gebildet. Dieselbe liegt in der Mitte einer beträchtlichen Plasmamasse, die sich bisweilen bis an die Zellwand ausbreitet (Fig. 25). Die Aufhängefäden sind dann weggefallen. In der Mitte, wo die Kernplatte sich befindet, ist die Plasmamasse am dicksten und am Rande ist sie schmäler.

Die Kernplatte zeigt bei *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 6 und 7) folgende Einzelheiten: Sie ist platt. Von der Seite gesehen, ist sie ungefähr rund. Sie hat einen beträchtlichen Umfang. Der

Durchmesser hat eine Länge von 26 bis 40 μ, durchschnittlich von 34 μ. Zwar ist die Struktur der Kernplatte ziemlich günstig für die Bestimmung der Chromosomenzahl, aber dieselbe ist so groß, daß es mir nicht gelingen dürfte, sie genau zu bestimmen. Sie beträgt mehr als sechzig. Wie in anderen Fällen, nämlich bei *Spirogyra*[1]), im Embryosack[2]) von *Fritillaria* und *Leucojum*, bei *Oedogonium*[3]), liegen die Chromosomen nicht frei im Cytoplasma, sondern sie bilden mittels feiner, fadenförmiger Verbindungen ein zusammenhängendes Ganzes. Durch Behandlung des mit dem Flemmingschen Gemisch fixierten Materials mit Chromsäurelösung gelingt es, das Cytoplasma aufzulösen und die Kernplatte im ganzen abzusondern. Bisweilen reißt die Zellwand und gerät die Kernplatte außerhalb der Zelle. Man sieht dann die umgefallene Kernplatte in der Chromsäurelösung schwimmen. Die Chromosomen behalten anfangs dabei im Verhältnis zueinander dieselbe Stelle. Erst nach längerer Einwirkung werden die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen aufgelöst. Demzufolge lassen die Chromosomen einander los und gehen auseinander (Fig. 5). Sie sind von verschiedener Länge. Im allgemeinen sind sie kurz; die meisten sind sehr kurz; die längeren ragen an einer der beiden Seiten der Kernplatte hervor (Fig. 6 und 7). Ihre Form ist verschieden; einige, besonders die kleinen, sind gerade oder schwach gebogen. Andere sind auf verschiedene Weise gebogen und bilden J-, S-, L-, U- und V-förmige und andere Figuren. Alle zeigen einen Längsstreifen, der die Stelle andeutet, wo sie sich entzweispalten.

Die Kernplatte bei *Closterium acerosum* (Fig. 25, 26 und 27) zeigt große Übereinstimmung mit der von *Closterium Ehrenbergii*. Auch bei *Closterium acerosum* bildet sie einen sehr platten, ungefähr runden Körper. Ihr Umfang ist geringer als bei *Closterium Ehrenbergii*. Ich fand, daß der Durchmesser eine Länge von 20 bis 22 μ hatte. Bei sich spaltenden Kernplatten belief sich die Länge des Durchmessers nur auf 16 μ, so daß ich annehmen muß, daß vor der Spaltung eine Zusammenziehung stattfindet. Die Zahl der Chromosomen ist bei *Closterium acerosum* auch sehr groß und ist gewiß nicht geringer als bei *Closterium Ehrenbergii*. Ich habe deswegen die Zahl nicht genau feststellen können. Wie bei *Closterium Ehrenbergii* sind die Chromosomen mittels feiner Verbindungen miteinander verbunden (Fig. 27). Während der Behandlung mit Chromsäure beobachtet man dieselben Erscheinungen, wie bei *Closterium Ehrenbergii*. Was die Größe der Chromosomen anbetrifft, so bemerke ich, daß sie sehr kurz sind, kürzer als bei *Closterium Ehrenbergii*, und daß ihre Länge weniger verschieden ist als bei letztgenannter Spezies. Nur ein einzelnes Chromosom, das länger ist, ragt aus der Kernplatte ein wenig hervor (Fig. 25). Die Form der Chromosomen ist einigermaßen verschieden. Man findet unter denselben stab-, komma-, J- und S-förmige, aber keine stark gebogene, was mit ihrer geringen Länge zusammenhängt.

---

[1]) Über den Nukleolus von *Spirogyra* (l. c. p. 209).

[2]) Über das Kerngerüst (l. c. p. 168).

[3]) Über die Karyokinese bei *Oedogonium* (l. c. p. 140).

Wie aus obigem hervorgeht, liefert *Closterium*, besonders *Closterium Ehrenbergii*, wieder ein Beispiel eines Kernes mit Chromosomen verschiedener Länge. Früher hat diese Erscheinung im Pflanzenreich wenig die Aufmerksamkeit auf sich gezogen. Im Jahre 1898 habe ich¹) gezeigt, daß bei *Spirogyra* zwei der zwölf Chromosomen sich dadurch von den anderen unterscheiden, daß sie ein dünnes Ende haben, aus dem man mittels Chromsäure ein kleines fadenförmiges Körperchen absondern kann, das noch ziemlich lange der Chromsäureeinwirkung Widerstand leistet, wenn die Chromosomen übrigens schon aufgelöst sind. Die beiden abweichenden Chromosomen sind oft etwas länger als die anderen. Zwei ähnliche Chromosomen habe ich²) später bei einer Spirogyraspezies gefunden, bei welcher im ganzen nur sechs Chromosomen in der Kernplatte vorkommen. Bei *Closterium* unterscheiden die Chromosomen sich nur in Länge von einander. Diese Erscheinung ist im Jahre 1905 von Rosenberg³) im Pflanzenreich beobachtet, nämlich bei *Listera* und 1908 von mir⁴) bei *Oedogonium;* später ist sie auch noch bei anderen Pflanzen wahrgenommen worden.

Die Teilung der Kernplatte in zwei Kernplattenhälften und das Auseinanderweichen dieser Hälften findet bei *Closterium* auf die gewöhnliche Weise statt. Die Chromosomen spalten sich dabei der Länge nach. Bei *Closterium Ehrenbergii* (Fig. 8, 9, 10, 11, 12 und 13) zeigt der Prozeß folgende Einzelheiten: Beim Auseinanderweichen der Kernplattenhälften bleiben die Enden der Chromosomenhälften am längsten miteinander verbunden. Demzufolge bilden die beiden Hälften der kürzeren Chromosomen zusammen oft rautenförmige Figuren und später für sich allein V-förmige, mit nacheinander zugewendeten Schenkeln. Bei den längeren Chromosomen weichen zuerst die Hälften der Teile, die mit anderen Chromosomen durch feine Fädchen verbunden sind, voneinander und später lassen auch die Hälften der freien Enden einander los. Während der Auseinanderweichung der Kernplattenhälften bleiben die Hälften der freien Enden der längeren Chromosomen am längsten miteinander verbunden. Zuletzt lassen auch die Hälften der längeren Chromosomen einander los. Bei der Trennung der beiden Hälften der längeren Chromosomen biegt die eine Hälfte des freien, aus der Kernplatte hervorragenden Teils sich um, so daß nach dem Auseinanderweichen der Kernplattehälften die freien Enden der längeren Chromosomenhälften nach einander gerichtet sind (Fig. 14). Während der Spaltung bleiben die Chromosomenhälften, welche zu derselben Kernplattehälfte gehören mit feinen, fadenförmigen Verbindungen aneinander befestigt. Während der Einwirkung der Chromsäure kann man alle obenerwähnte Einzelheiten deutlich beobachten. Die

---

¹) Über den Nukleolus von *Spirogyra* (l. c. p. 205 u. folg.).

²) Über Kernteilung bei *Spirogyra* (l. c. p. 147).

³) Zur Kenntnis der Reduktionsteilung in Pflanzen (Botan. Notizen, 1905, Separatabdr., p. 9).

⁴) Über die Karyokinese bei *Oedogonium* (l. c. p. 141).

rautenförmigen, V-förmigen und anderen Figuren, welche aus den spaltenden Chromosomen hervorgehen, kommen nach der Auflösung der feinen Verbindungen in Chromsäure ganz frei (Fig. 9, 11 und 13).

Bei *Closterium acerosum*, bei welcher Spezies die Chromosomen kleiner und zumal kürzer sind als bei *Closterium Ehrenbergii*, habe ich mit Hilfe von Chromsäure bei den spaltenden Kernplatten (Fig. 28 u. 29) keine rauten- und V-förmige Figuren unterscheiden können. Wie bei *Closterium Ehrenbergii* bleiben auch bei *Closterium acerosum* während der Spaltung die Enden der Hälften der freien, hervorragenden Teile der längeren Chromosomen gewöhnlich am längsten miteinander verbunden und deswegen sind nach der Trennung die freien Teile der längeren Chromosomenhälften nacheinander gerichtet (Fig. 33). Bisweilen konnte ich bei *Closterium acerosum* feststellen, daß ein längeres Chromosom sich beim Spaltungsprozeß auf eine andere Weise verhielt. Es fand nämlich keine Umbiegung der einen Chromosomenhälfte statt und nach dem Auseinanderweichen der Kernplattenhälften waren die freien Teile der Chromosomenhälften beide nach rechts oder nach links gerichtet (Fig. 30). Wie bei *Closterium Ehrenbergii* bleiben auch bei *Closterium acerosum* die zu derselben Kernplatte gehörigen Chromosomenhälften während der Spaltung durch feine Fädchen miteinander verbunden.

Der Umfang der Kernplattenhälften nimmt bei *Closterium Ehrenbergii*, während sie auseinanderweichen, ab. Ich fand nämlich, daß die Kernplatte einen Durchmesser von 26 bis 40 μ hatte, im Durchschnitt von 34 μ und daß die Kernplattenhälften, nachdem sie sich mehr oder weniger voneinander entfernt hatten, einen Durchmesser von 21 bis 30 μ hatten, durchschnittlich von 25 μ. Deshalb muß man annehmen, daß die Kernplattenhälften während ihrer Auseinanderweichung sich zusammenziehen. Zugleich richten die freien Teile der längeren Chromosomen sich seitwärts. Demzufolge entsteht auch bei *Closterium Ehrenbergii*, nämlich wenn viele längere Chromosomen vorliegen, die typische Figur, welche der als Dyaster bekannten Phase eigen ist (Fig. 15).

Wie oben erwähnt, wird bei *Closterium acerosum* der Umfang der Kernplatte, ehe sie sich in zwei Kernplattenhälften teilt, kleiner. Nach der Spaltung nehmen die Kernplattenhälften wieder an Umfang zu. Während ich fand, daß während der Spaltung der Durchmesser der Kernplatte 16 μ war und kurz nach der Spaltung der Kernplattenhälften auch 16 μ, konnte ich bei späteren Teilungsstadien Kernplattenhälften mit einem Durchmesser von 28, 30, 36 und 40 μ beobachten. Die Zunahme an Umfang ist bisweilen bei den beiden Kernplattenhälften verschieden. Einmal sah ich zwei Kernplattenhälften, deren Durchmesser 30 und 40 μ war. Auch ändert sich die Form der Kernplattenhälften. Sie werden allmählich einigermaßen schalenförmig (Fig. 35). Die konkaven Seiten sind nacheinander zugekehrt. Später wird diese Wölbung wieder ausgeglichen.

Wie oben schon erwähnt, geraten bei *Closterium Ehrenbergii* die Nukleolen ins Cytoplasma, wo sie um die Kernfigur eine Anzahl größerer und kleinerer Kugeln und Massen bilden (Fig. 6, 7 und 14). Nicht selten bleibt anfangs ein Teil derselben zwischen den Chromosomen an der Kernplatte hängen (Fig. 7) und bisweilen finden sich noch beträchtliche Massen zwischen und an den auseinander weichenden Kernplattenhälften (Fig. 14). Bei *Closterium acerosum*, wo der Nukleolus sich bald ganz auflöst, kommen die oben erwähnten eigentümlichen Erscheinungen nimmer vor.

Wenn bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* die Kernplatte sich gebildet hat, fängt auch bald die Querwandbildung an. Die Querwand entwickelt sich auf ähnliche Weise wie bei *Spirogyra*. Der Prozeß fängt bei der Zellwand an und setzt sich einwärts fort (Fig. 31, 33 und 35), bis die Zelle durch eine flache Scheidewand in zwei Tochterzellen geteilt ist (Fig. 37). Dann bildet sich in jeder Tochterzelle durch Apposition eine neue Wand, welche die Querwand und die alte Zellwand bedeckt. Auf diesen Prozeß folgt bei *Closterium* ein Prozeß, der bei *Spirogyra* sich nicht ereignet, nämlich die Spaltung der Zellwand. Wo die Querwand sich befindet, bekommt die Zelle eine Einschnürung, die fortwährend stärker wird, was mit einer Durchschnürung der Mutterzellwand und mit einer Spaltung der neuen Querwand verbunden ist. Während und nach der Spaltung wölben die Hälften der Querwand hervor und wachsen bald stark aus.

Die Kernplatte ist bei *Closterium* von einer Spindel umgeben (Fig. 10 und 30). Diese entsteht aus dem Cytoplasma, das den Kern umgibt. In Übereinstimmung mit dem Umfang des Kerns und dem der Kernplatte ist die Kernspindel sehr weit, aber sie ist nicht kräftig entwickelt, viel weniger als es bei *Spirogyra* der Fall ist. Die Spindelfasern sind sehr dünn. Wenn die Kernplattenhälften sich voneinander entfernt haben, hat die Spindel sich an den Polen erweitert (Fig. 14, 15, 31 und 33). Früher habe ich[1]) durch Experimente nachgewiesen, daß bei *Spirogyra* die Kernspindel das Auseinanderweichen der Kernplattenhälften regelt und befördert. Ich kam bei *Spirogyra* nämlich zu dem Resultat, daß, wenn die Karyokinese auf abnorme Weise verläuft und dabei keine Spindel zur Entwicklung kommt oder mangelhafte Spindelbildung stattfindet, die Tochterkerne sich viel langsamer voneinander entfernen. Weiter fand ich, daß bei *Spirogyra* durch die kräftige Entwicklung der Kernspindel die Tochterkerne auch auseinander getrieben werden, wenn der Kern durch Zentrifugieren von seiner Stelle gerückt ist und mit den Chromatophoren und dem Plasma an der Wand gedrückt ist. In Verbindung mit obigem bin ich der Ansicht, daß die weniger kräftige Entwicklung der Kernspindel bei *Closterium* zusammenhängt mit der Weise, wie jeder Kern sich in den Tochterzellen nach der für ihn bestimmten Stelle begibt.

Während bei *Spirogyra* die Tochterkerne durch die Entwicklung der Kernspindel weit auseinander getrieben werden, so daß jeder sofort ungefähr die ihm zukommende Stelle einnimmt, gehen bei *Closterium*, wo die Spindel sich nicht so stark entwickelt als bei *Spirogyra* und sich eher im Cytoplasma auflöst, die Tochterkerne anfangs nicht so weit auseinander. Nach der Bildung der Querwand haben die Tochterkerne sich wieder genähert und befinden sie sich in geringer Entfernung voneinander an beiden Seiten der Querwand (Fig. 37) in gegen dieselbe liegenden Plasmamassen. Bei *Closterium acerosum* werden die Kernplattenhälften, welche eine schalenförmige Gestalt bekommen hatten, wieder flach. Darauf bewegen sie sich an der Zellwand entlang und begeben sich nach den Stellen, wo die Chromatophoren sich entzwei teilen. Zuerst bewegen sie sich an der Querwand entlang und dann längs der Wand der Mutterzelle, und zwar an der Seite, welche am längsten und am meisten gebogen ist. In den Tochterzellen nehmen sie eine Stelle ein zwischen den beiden Chromatophoren, die durch Teilung aus einem Chromatophor der Mutterzelle hervorgegangen sind.

---

[1]) Zur Physiologie der *Spirogyra*zelle. (Beih. z. Botan. Centralbl. 1908. Bd. XXIV. Abt. I. p. 147.)

Wenn der Kern zwischen die beiden Chromatophoren gelangt ist, ist die Zelle noch nicht vollwüchsig; die neue Membranhälfte ist nämlich noch nicht völlig ausgewachsen. Das weitere Wachstum ist verbunden mit der weitergehenden Vergrößerung der Chromatophoren und Versetzung des Kerns nach der neuen Zellhälfte, in welcher sie in geringer Entfernung der alten Zellhälfte zum Stillstand kommt.

Gewöhnlich ist bei *Closterium* die Kernspindel gleichmäßig entwickelt. Bei *Closterium Ehrenbergii* kommt es aber bisweilen vor, daß der Kern sich nicht in der Mitte des Querschnittes der Zelle befindet, sondern näher bei der Seite, die am meisten gebogen ist; die Spindelfasern dehnen sich dann an der entgegengesetzten Seite mehr aus (Fig. 16).

Die Kernplattenhälften entwickeln sich bei *Closterium Ehrenbergii* auf die folgende Weise zu Tochterkernen: Während die Chromosomen sich allmählich zu einem feinen Netzwerke entwickeln, wird wieder eine Kernwand gebildet und entstehen Nukleolen. Die Chromosomen bekommen zuerst eine lockere Struktur und werden perlenschnurförmigen Fäden ähnlich (Fig. 13); sie können alsbald nicht mehr voneinander unterschieden werden und bilden ein Gewebe perlenschnurförmiger Fäden, die miteinander durch feine Fädchen verbunden sind. Wenn die Kernplattenhälften, welche dann noch sehr platt sind, während der Chromsäureeinwirkung umfallen, zeigen sie sich wie runde getüpfelte Körper (Fig. 17). Die feinen Verbindungen zwischen den Chromosomen werden allmählich in der Chromsäurelösung aufgelöst und die Kernplattenhälften fallen auseinander zu einer Anzahl perlenschnürförmiger Fäden von verschiedener Länge und Gestalt. Indem sich das Netzwerk von Fäden weiter entwickelt (Fig. 19 und 20), bekommt es allmählich ein mehr gleichmäßiges Aussehen, weil die Verdickungen aus demselben verschwinden. Schwer ist der Zeitpunkt zu bestimmen, in dem die Tochterkerne eine Wand bekommen. Schon früh treten im Netzwerk der Tochterkerne zahlreiche, anfangs kleine Nukleolen auf. Durch Zusammenfließung entstehen größere (Fig. 18 und 19). Sie nähern sich immer mehr und bilden einige Häufchen (Fig. 20) und schließlich eine große zentrale Masse oder Ansammlung von

Nukleolen. Wenn die Tochterkerne sich noch bei der Querwand befinden, sind die Nukleolen noch in großer Anzahl im Kern verbreitet (Fig. 18 und 19). Wenn der Kern zwischen den beiden Chromatophoren der Tochterzelle gelangt, bilden die Nukleolen einige Häufchen (Fig. 20). Diese Erscheinung hat Veranlassung gegeben zu der Folgerung, daß die Tochterkerne anfangs nicht mit einem, sondern mit mehreren Nukleolen ausgestattet sind. Wie der ruhende Kern, sind die Tochterkerne platt und rund, auch während sie sich längs der Längewand bewegen. Auf ihrer Wanderung längs der Zellwand fügt ihre Form sich nach den Umständen. Wenn sie Krümmungen machen, so biegen sie sich, und bei der Ankunft zwischen die Chromatophoren sind sie mit einem einwärts gerichteten Kiel ausgestattet (Fig. 20).

Bei *Closterium acerosum* zeigt die Entwicklung der Kernplattenhälften zu Kernen große Übereinstimmung mit der bei *Closterium Ehrenbergii*, aber auch einige Unterschiede. Das Netzwerk, das aus den Chromosomen hervorgeht, hat eine sehr feine gleichmäßige Struktur ohne Verdickungen. Derartig sieht es aus, wenn die Kernplattenhälften sich voneinander entfernt haben (Fig. 32). Wenn diese sich später wieder nähern, so modifiziert sich das Aussehen wieder. Das Netzwerk scheint eine gröbere Struktur zu bekommen (Fig. 34 und 36). Bald bilden sich überall in demselben kleine Klümpchen und dann größere unregelmäßige Massen (Fig. 38). Dieselben sind offenbar die Nukleolen. Sie schmelzen allmählich zu einer länglichen Masse zusammen (Fig. 40), die zuletzt im Zentrum des Kerns eine ellipsoidische Masse, den Nukleolus, bildet. Die Form der Tochterkerne ändert sich während der Entwicklung. Anfangs sind sie sehr platt und rund. Während ihrer Wanderung längs der Längewand sind sie in die Länge gereckt (Fig. 39 und 40) und sind sie mit zwei oder, was öfter der Fall ist, mit einem einzigen gereckten Nukleolus ausgestattet. Bei ihrer Ankunft zwischen die Tochterkerne zeigen sie bei mikroskopischer Betrachtung eine einigermaßen dreieckige Form (Fig. 41). Zuletzt nach der Einnahme ihrer Stelle zwischen den Chromatophoren, sind sie im Durchschnitt oval und von der Seite gesehen rund.

Was die Bildung der Nukleolen anbetrifft, erhält man bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* den Eindruck, daß sie aus einer flüssigen Substanz bestehen, die in den Tochterkernen überall an den Fäden des Kerngerüstes auftritt, allmählich zusammenfließt und die Massen bildet, die man Nukleolen nennt.

Zusammenfassung der Resultate.

Wie aus diesem Aufsatz hervorgeht, kommt der Kern von *Closterium*, was die Nukleolen anbetrifft, nicht überein mit den Spirogyrakernen, wie frühere Untersucher gemeint haben. In dieser Hinsicht gibt es zwischen dem Kern von *Closterium* und den Spirogyrakernen einen wichtigen Unterschied. Der Kern von *Closterium* hat nämlich keinen Nukleolus, der einem Kern ähnlich ist, wie es bei *Spirogyra* der Fall ist. Die Kerne der Closterien stimmen überein mit den Kernen, wie sie allgemein im Pflanzenreich, besonders bei den höheren Pflanzen, vorkommen; sie zeigen bei *Closterium Ehrenbergii* eine Eigentümlichkeit; die Nukleolen, welche in der Tat in einer großen Anzahl vorhanden sind, bilden nämlich in der Mitte des Kerns ein Conglomerat zusammenhängender Körperchen.

Der Kern teilt sich bei *Closterium* durch Karyokinese oder Mitose.[1]) Alle Erscheinungen, die man gewöhnlich dabei beobachtet, kommen auch bei *Closterium* vor. Die Kernteilung zeigt bei *Closterium* folgende Eigentümlichkeiten: Die großen, platten Kernplatten und Kernplattenhälften; die große Chromosomenzahl, welche mehr als sechzig beträgt; die verschiedene Länge der Chromosomen, welche im allgemeinen kurz sind und von denen nur die längeren mit ihren freien Enden seitwärts aus der Kernplatte hervorragen; die weite, wenig kräftig entwickelte Kernspindel und die Wanderung der Tochterkerne längs der Zellwand. Was *Closterium Ehrenbergii* besonders anbetrifft, so kommen hierzu noch die Verbreitung der Nukleolen in dem Kern und ihre Ausstoßung ins Cytoplasma.

Schlußbemerkungen.

Die von mir erhaltenen Resultate weichen in mancher Hinsicht von den älteren Angaben über Closteriumkerne ab; dagegen stimmen sie im allgemeinen mit den Ergebnissen Lutman's überein, der bei zwei Closteriumarten ein ziemlich vollständiges Studium der Kernteilung gemacht hat. Die Beobachtungen von Lutman stimmen im allgemeinen mit den meinigen überein. Unsere Folgerungen weichen aber bisweilen mehr oder weniger voneinander ab, was zum Teil mit dem verschiedenen Standpunkt, den wir hinsichtlich einiger karyokinetischer Fragen einnehmen, in Verbindung steht. Die Übereinstimmung der Beobachtungen freute mich zumal, weil Lutman und ich nach verschiedenen Methoden und ganz unabhängig voneinander gearbeitet haben. Die Abhandlung von Lutman erschien fast ein Jahr nach meiner ersten Publikation über die Karyokinese bei *Closterium*. Er zitiert letztere nicht, aber wohl verschiedene frühere Publikationen von mir über Karyokinese. Offenbar hat er also noch keine Kenntnis von meiner Untersuchung über die Karyokinese bei *Closterium* gehabt, während meine Untersuchungen bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* beendet waren, bevor ich die Arbeit von Lutman berücksichtigen konnte.

---

[1]) Im Jahre 1902 gelang es mir mit Hilfe von Chloralhydrat-, Äther- und Phenollösungen bei *Spirogyra* sehr verschiedene Abnormitäten bei der Mitose hervorzurufen und allerlei Kernfiguren zu erhalten, welche den Kernfiguren, die von mehreren Autoren als Amitosen beschrieben sind, vollkommen ähnlich waren. Auf Grund meiner Untersuchungen, welche zumal bei lebenden Objekten stattfanden, kam ich zum Resultate, daß keine hinreichenden Gründe vorlagen, um zweierlei Kernteilung, Mitose und Amitose, anzunehmen. [Über abnormale Kernteilung. Fünfter Beitrag zur Kenntnis der Karyokinese. (Botan. Zeitung, 1903. Jahrg. 61. Abt. I. p. 201.)]

Sowohl Lutman als ich unterscheiden beim ruhenden Kern eine Kernwand, ein feines Netzwerk und einen Nukleolus. Was das Netzwerk anbetrifft, bemerkt Lutman, daß es schwach gefärbt wird und deshalb wenig Chromatin enthält, falls dieses in demselben vorkommt. Lutman ist wohl der Ansicht, daß Knoten im Netzwerk vorkommen, aber keine besonderen Körperchen, als Chromatinkörner, wie viele Untersucher in anderen Fällen angenommen haben. In Verbindung hiermit gedenkt Lutman der neuen Ansicht Grégoire's,[1] der annimmt, daß das Kerngerüst aus einer einzigen Substanz besteht, ohne Differenzierung in Chromatin und Linin. Letzteres veranlaßt mich, hier anzuführen, was ich früher über das Kerngerüst publiziert habe. In meiner Abhandlung: Über den Nukleolus von *Spirogyra*[2] (1898) erwähnte ich, daß das Kerngerüst eine netzartige Struktur zeigte und aus kleinen, durch kurze, feine Fädchen verbundenen Körnern bestand und daß ich bei demselben nicht zwei Bestandteile, Chromatin und Linin, hatte unterscheiden können, von denen ersterer Farbstoffe speichert und letzterer nicht. In meiner Abhandlung: Über das Kerngerüst (1899) schrieb ich: Das Gerüst des ruhenden Kerns besteht aus Klümpchen und Körnern, welche durch feine Fädchen miteinander verbunden sind. Zwei aus verschiedener Substanz gebildete Bestandteile, nämlich Chromatinkörner und Lininfäden sind in demselben nicht zu unterscheiden. In der letztgenannten Arbeit habe ich dargetan, daß für die früher allgemein gültige Ansicht über die Zusammensetzung des Kerngerüstes aus zwei verschiedenen Bestandteilen, Chromatinekörnern und Lininfäden, keine genügenden Gründe vorlagen. Ich vermeide denn auch den Gebrauch der Wörter Chromatin und Linin. Ich schreibe z. B. nicht, das Kerngerüst enthält wenig Chromatin, sondern einfach, das Kerngerüst wird schwach gefärbt.

Im Jahre 1903, also vier Jahre nach meiner Publikation über das Kerngerüst, erschien von Grégoire und Wygaerts eine große Abhandlung: La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes[3]). Sie erwähnen in derselben, daß ich, was die Struktur des ruhenden Kerns betrifft, eine Ansicht habe, welche von denen anderer Untersucher verschieden ist. In Übereinstimmung mit dieser Ansicht sind genannte Forscher zum Resultat gekommen, daß das Kerngerüst ein homogenes Gewebe darstellt, in dem keine Chromatinkörner und kein achromatisches Substrat zu unterscheiden sind.

Bei meiner Untersuchung über das Kerngerüst habe ich den protoplasmatischen Wandbeleg des Embryosackes von *Fritillaria imperialis* und *Leucojum aestivum* benutzt. Diese Objekte sind für die Untersuchung des Kerngerüstes vorteilhafter als andere von mir untersuchte Objekte. Daher bin ich in meinen späteren Publikationen über *Spirogyra* und *Oedogonium* und in dieser über *Closterium* nicht auf die Einzelheiten der Struktur des Kerngerüstes eingegangen. In allen von mir untersuchten Fällen zeigt sich die Struktur der Hauptsache nach als dieselbe, nämlich Körner und Klümpchen durch feine Fäden miteinander verbunden ohne Differenzierung in Chromatin- und Lininbestandteile. Selbstverständlich muß dabei berücksichtigt werden, daß das Kerngerüst bei der Untersuchung von fixiertem Material sich so zeigt. Wenn man einen lebendigen Kern unter dem Mikroskop mit dem Flemming'schen Gemisch fixiert, so kann man beobachten, daß sein Äußeres sich plötzlich modifiziert. Hieraus geht hervor, daß im Inneren Veränderungen stattfinden. Was man beim fixierten Material beobachtet, kann deshalb nie ein genaues Bild der Struktur des lebendigen Kerns sein. Auch muß man die Beschränktheit unseres Wahrnehmungsvermögens berücksichtigen; die Körperchen, die sich unter dem Mikroskop uns als Körner und Klümpchen zeigen, würden in der Tat feine, zusammengewundene Fäden sein können.

---

[1]) Gregoire, V, Les fondements cytologiques des théories courantes sur l'hérédité Mendélienne. (Ann. de la Soc. royale Zoolog. et Malacolog. de Belg. T. XLII, 1907, p. 319.)

[2]) Botan. Zeitung. 1898. Jahrg. 56. Abt. I. p. 201.

[3]) La Cellule. T. XXI. Fasc. 1. p. 11 u. 14.

Was die Nukleolen anbetrifft, so stimmen die Resultate von Lutman und die meinigen vollkommen überein. Im Gegensatz zu der Ansicht früherer Untersucher, wie de Bary und de Wildeman, nehmen wir nicht an, daß der Nukleolus bei *Closterium* dem von *Spirogyra* ähnlich ist[1]), den man als einen kleinen Kern, der in einem größeren liegt, betrachten muß. Bei *Closterium Ehrenbergii* fanden wir beide in der Mitte des Kerns einen zusammengesetzten Nukleolus oder, was dasselbe ist, ein Konglomerat zusammenhängender Nukleolen. Der Nukleolus von *Closterium moniliferum,* den Lutman beschreibt, ist offenbar dem von *Closterium acerosum,* den ich untersuchte, sehr ähnlich. Bei beiden Arten bildet der Nukleolus in der Mitte des Kerns eine kompakte Masse.

Die Vorstellung Lutmans von der Prophase der Kernteilung weicht in einigen Hinsichten von der meinigen ab. Wir beide nehmen an, daß die Chromosomen aus dem Netzwerk des ruhenden Kerns entstehen, aber Lutman meint, daß dasselbe zuerst einen Faden (Spirem) bildet, der sich später in Stücken oder Chromosomen teilt, während ich annehme, daß die Chromosomen direkt aus dem Netzwerk hervorgehen ohne vorhergehende Bildung eines einzigen Fadens, der später in Stücken zerfällt. Bei *Spirogyra* und bei dem Embryosack von *Fritillaria* und *Leucojum* bin ich früher zu ähnlichen Resultaten gelangt. Viele Untersucher aber nehmen in verschiedenen Fällen die Bildung und Verteilung eines Kernfadens an, und wahrscheinlich hat solches Einfluß ausgeübt auf die Vorstellung, die Lutman sich von der Prophase gemacht hat. Es ist bei *Closterium* nicht möglich, festzustellen, daß während der Prophase nur ein einziger Kernfaden sich durch den Kern schlängelt, und in keinem einzigen Stadium kann man etwas beobachten, das einen Zerfall in Stücken andeutet. Auch aus den Figuren von Lutman folgt nicht, daß eine derartige Verteilung stattfindet. Ich bemerke, daß für das Studium dieses Punktes die obengenannten Objekte, nämlich *Fritillaria, Leucojum* und *Spirogyra*, geeigneter als *Closterium* sind.

---

[1]) Lutman bemerkt, daß nach meiner Meinung bei *Spirogyra* zwei Chromosomen aus dem Nukleolus entstehen. In meiner ersten Abhandlung über *Spirogyra* habe ich das erwähnt. Spätere Überlegungen haben jedoch veranlaßt, daß ich meine Vorstellung einigermaßen modifiziert habe. In meiner Abhandhandlung „Über abnormale Kernteilung" (Bot. Zeitung. 1903. p. 215) habe ich nachgewiesen, daß alle Beobachtungen besser miteinander in Verbindung gebracht und erklärt werden, wenn man annimmt, daß nur zwei Enden von zwei Chromosomen aus dem Nukleolus kommen; diese Teile unterscheiden sich von den übrigen Teilen und von den anderen 10 (oder 4) Chromosomen.

Lutman nimmt ebensowenig wie ich an, daß aus dem Nukleolus körperlich Chromosomen entstehen; die Möglichkeit, daß Material des Nukleolus sich an der Bildung beteiligt, kann nach ihm jedoch nicht verneint werden. Es ist schwer, letzteres zu beweisen. Man muß dabei berücksichtigen, daß die Chromosomen und die Nukleolen aus verschiedener Substanz bestehen. Es liegen physikalische und chemische Unterschiede vor. Die Nukleolen sind flüssigen Tropfen ähnlich; die Chromosomen haben wahrscheinlich eine fädige Struktur, gleichwie das Kerngerüst, aus dem sie entstehen und das sie wieder hervorbringen. Auch verhalten beide sich Reagenzien gegenüber verschieden. Bei *Closterium* leisten die Kernfäden der Einwirkung der Chromsäure länger Widerstand als die Nukleolen.

Die Kernwand wird bei *Closterium* nach meiner Meinung aufgelöst, wobei der Kern seine scharfe Kontur verliert. Das wird auch von Lutman erwähnt. Nach Lutman ist die Kernwand während der Prophase viel dicker bei den zukünftigen Polen der Spindel als bei dem Äquator, wo sie dünn und unregelmäßig ist. Diese Unterschiede sind von mir nicht beobachtet. Lutman erwähnt nicht, ob die Kernwand schließlich aufgelöst wird. Nach meiner Meinung ist die Kernspindel cytoplasmatischer Natur. Lutman sagt, daß sie größtenteils cytoplasmatischer Natur ist. Eine Einwachsung von Spindelfasern durch die Kernwand in die Kernhöhle haben wir beide nicht beobachten können. Lutman erwähnt, daß während der Prophase die Chromosomen miteinander und mit der Kernwand verbunden sind. Daß die Chromosomen durch feine Verbindungen miteinander verbunden sind, ist auch meine Ansicht und, wie ich früher auch bei *Spirogyra, Fritillaria, Leucojum* und *Oedogonium* nachgewiesen habe, werden während der Karyokinese nie alle Verbindungen zwischen den Chromosomen gelöst. Bei normalem Verlaufe der Kernteilung sind alle Chromosomen immer miteinander verbunden und dasselbe gilt für die Tochterchromosomen der Kernplattenhälften.

Lauterborn, Lutman und ich selbst erwähnen alle die weite Kernspindel. Lutman sagt, daß sie überall gleich weit ist. Ich fand, daß bei fortgeschrittenen Entwickelungsstadien solches gewöhnlich der Fall ist, aber nicht im Anfang. Erst wenn die Kernplattenhälften nach den Polen wandern, wird die Spindel überall gleich weit. Nach Lutman ist sie an beiden Seiten mittelst Plasmasträngen befestigt. Nach meiner Meinung befindet sich die Spindel in einer Plasmamasse, die sich bisweilen bis an die Zellwand ausdehnt, gewöhnlich aber durch Plasmastränge an ihrer Stelle gehalten wird.

Ebensowenig als ich selbst hat Lutman Zentrosomen gefunden. Er beobachtete bisweilen sphärische Körper bei den Polen der Spindel. Die Natur dieser Körper hat er nicht mit Bestimmtheit feststellen können, aber u. a. hat er an Reste des Nukleolus gedacht. Es ist bemerkenswert, daß Lutman die obengenannten Körper so selten gefunden hat, während ich bei *Closterium Ehrenbergii* sehr oft in und bei der Kernfigur Kugeln und Massen beobachtete. Wie erwähnt, kommen sie von dem Nukleolus her. Sie verbreiten sich in dem Kern und geraten ins Cytoplasma. Bei *Closterium acerosum* wird der Nukleolus aufgelöst, ohne daß Teile von demselben ins Cytoplasma gelangen.

In der äquatorialen Fläche, sagt Lutman, sind die stabförmigen Chromosomen geordnet, aber auf welche Weise sie geordnet sind, wie groß ihre Zahl ist, ob sie von gleicher Länge sind, darüber werden keine Mitteilungen gemacht. Nach Lauterborn sind die Chromosomen in einem Ring aufgestellt und befinden sich außerhalb der Kernspindel. Ich selbst bin zu einem ganz anderen Resultat gekommen. Die von mir angewendete Untersuchungsmethode gestattet, jede Kernplatte sowohl auf der Kante als auch von der Seite zu beobachten. Auf diese Weise habe ich bei *Closterium Ehrenbergii* und *Closterium acerosum* ungefähr 25 Kernplatten untersucht. Lauterborn hat keine Kernplatte von der Seite betrachtet und Lutman tut dessen auch keine Erwähnung. Bei allen von mir untersuchten Kernplatten fand ich die Chromosomen, deren Zahl sich auf mehr als sechzig belief, gleichmäßig über die ganze Oberfläche verbreitet. Einige längere Chromosomen ragen seitwärts hervor. Nie sind sie in einem Ring aufgestellt. Die Kernspindel umgibt die Kernplatte. Die am Rande der Kernplatte liegenden Chromosomen befinden sich in der unmittelbaren Nähe der Spindelfasern oder sie berühren dieselben. Ich habe nicht, wie Lutmann, beobachten können, daß an jedem Chromosom Fäden befestigt sind, die nach den Polen der Spindel laufen und das Chromosom, das sich der Länge nach spaltet, entzweireißen. Auf Grund meiner Beobachtungen kann ich solches nicht annehmen.

Wenn nach der Längsspaltung der Chromosomen ihre Hälften nach den Polen gewandert sind, vereinigen sie sich nach Lutman an den Enden miteinander und bilden sie das Dispirem. Von einer derartigen Vereinigung habe ich jedoch nichts wahrnehmen können und auch die Figuren Lutmans beweisen nicht, daß ein solcher Prozeß stattfindet.

Nach Lutman enthält das Spirem anfangs alles Chromatin, während das Netzwerk, das sich aus dem Spirem entwickelt, schwach gefärbt wird. Daß die kompakten Chromosomen stärker gefärbt werden, als das feine Netzwerk, braucht nach meiner Meinung keine Veranlassung zu geben zu der Annahme einer verschiedenen chemischen Zusammensetzung.

Lutmans Beschreibung der Bildung der Nukleolen und der Wanderung der Tochterkerne nach den für sie bestimmten Stellen stimmt im allgemeinen mit der meinigen überein. Nur bemerke ich, daß nach Lutman die Wanderung der Tochterkerne anfängt, bevor die Querwand geschlossen ist, während ich als Regel annehme, daß die Wanderung darnach anfängt.

Lutman erwähnt nicht, daß die primäre Querwand und die alte Zellwand mit einer Zellwandschicht verdickt wird, bevor die Spaltung der Wand anfängt. Die Verdickung kann aber nur mit Hilfe von Reagenzien konstatiert werden.

Lutman meint, daß, wenn der Kern an die Stelle gelangt, wo das Chromatophor von einer ringförmigen Vakuole eingeschnürt ist, die Teilung des Chromatophors unter dem Einfluß des Kerns vollendet wird. Abgesehen davon, daß derartige Hypothesen durch physiologische Versuche bewiesen werden müssen, bemerke ich, daß, was die Teilung des Chromatophors anbetrifft, die Beobachtungen Lutmans nicht mit den meinigen übereinstimmen. Ich bin der Ansicht, daß, wenn bei *Closterium Ehrenbergii* der Kern die ringförmige Vakuole wegdrängt, die Teilung des Chromatophors beendet ist. Zwar liegen die Tochterchromatophoren aneinander, aber es sind zwei besondere Körper. Bei sehr langsamer Einwirkung verdünnter Chromsäure gelang es mir die Konturen von beiden zu unterscheiden. Auch bei *Closterium acerosum* kam ich zum Resultat, daß die Teilung des Chromatophors beendet ist, wenn der Kern an die Teilungsstelle gelangt.

Oben habe ich besonders die Untersuchungen Lutmans besprochen und seine Resultate mit den meinigen verglichen. Daraus ist hervorgegangen, daß einige Meinungsverschiedenheiten vorliegen, die jedoch nur in geringem Maße die Beobachtungen betreffen. Im allgemeinen stimmen diese miteinander überein, obschon wir verschiedene Methoden angewendet haben. Ich betone dieses nachdrücklich, weil meine Methode noch wenig Eingang gefunden hat und bisweilen verworfen ist ohne Angabe von Motiven. Němec¹) nennt meine Folgerungen ganz irrtümlich und meine Beobachtungen mehr als verdächtig, ohne daß er meine Methode probiert hat oder nur ein einziges Argument beibringt. Ich will die Weise, auf welche Němec andere Forscher bestreitet, hier nicht qualifizieren. Zacharias²) hat in zwei Fällen, nämlich bei den ruhenden Kernen von *Spirogyra* und *Galanthus*, meine Methode kontrolliert und meine Beobachtungen bestätigt. Meinen Folgerungen bezüglich der Fäden im Nukleolus bei *Spirogyra* kann er jedoch nicht beipflichten. Aus welchem Grunde, sagt er nicht. Ich bemerke, daß ich bei *Spirogyra*³) aus dem Nukleolus oder den beiden Nukleolen bei mehr als hundert Kernen in verschiedenen karyokinetischen Stadien zwei Fäden isoliert habe, und deshalb nehme ich an, daß auch im lebenden Objekt zwei solche Fäden anwesend sind. Man kann doch nicht behaupten, daß immer zwei solche Fäden zufolge der Chromsäureeinwirkung auf dem fixierten Material entstehen. Ich bemerke noch, daß das hier erwähnte Resultat eine ganze Reihe von Be-

---

¹) Němec, B., Neue cytologische Untersuchungen. (Fünfstück, Beitr. z. wiss. Bot., p. 40.)

²) Zacharias, E., Processus rei botanicae. 1909. Bd. 3. Sonder-Abdruck. p. 243.

³) Über den Nukleolus von *Spirogyra* (l. c.).

obachtungen beim lebenden Objekt erklärt, denen andere Untersucher keine Aufmerksamkeit geschenkt haben. Ich bedaure es, daß ein ernsthafter Untersucher wie Zacharias nicht vollständig die Karyokinese bei *Spirogyra* nach meiner Methode studiert hat, da sein Urteil dann gewiß anders würde gewesen sein. Dem Urteil von Zacharias gegenüber steht die Bestätigung meiner Resultate, die ich mit der Chromsäuremethode bei *Fritillaria* und *Leucojum* erhielt, durch die Untersuchungen von Grégoire und Wygaerts,[1] welche die übliche Methode auwendeten. Daß beim Fixieren durch das Flemming'sche Gemisch die Struktur des lebendigen Kerns mehr oder weniger modifiziert wird, ist etwas, das meine Methode mit der sonst üblichen gemein hat, denn bei beiden geht man von Material aus, das mit dem Flemming'schen Gemisch fixiert ist. Die Chromsäure wirkt, wenn das Material genügend gehärtet ist, nur langsam auflösend und überhaupt nicht modifizierend, was man fortwährend unter dem Mikroskop kontrollieren kann. Mit Vertrauen empfehle ich demnach meine Methode. Weil die Kernuntersuchung so oft zu widersprechenden Ansichten geführt hat, so halte ich es gerade für wünschenswert, nicht immer dieselbe Methode anzuwenden, sondern zu versuchen, auf verschiedenen Wegen zu übereinstimmenden Resultaten zu gelangen. Zumal bei der Untersuchung kleiner Objekte, wie *Closterium,* wobei es schwer fällt, eine vollständige Reihe von Quer- und Längsschnitten der verschiedenen Stadien der Karyokinese zu bekommen, kann die Chromsäuremethode gute Dienste leisten, auch zur vorläufigen Orientierung und zur Kontrolle.

Groningen, Juni 1912.

Figurenerklärung.

Closterium Ehrenbergii Menegh.

Fig. 1: Ruhender Kern.
„ 2: Ruhender Kern von der Seite gesehen.
„ 3: Plasmamasse mit auseinander gegangenen Nukleolen und Kernfäden.
„ 4: Nukleolen und Kernfäden aus der in Fig. 3 abgebildeten Plasmamasse isoliert.
„ 5: Die sämtlichen Kernfäden aus der Kernplatte isoliert.
„ 6: Plasmamasse mit der Kernplatte.
„ 7: Plasmamasse mit der Kernplatte.
„ 8: Sich teilende Kernplatte.
„ 9: Sich spaltende Kernfäden aus der in Fig. 8 abgebildeten sich teilenden Kernplatte isoliert.
„ 10: Zusammenhängende Kernplattenhälften mit der Kernspindel.
„ 11: Tochterchromosomen aus den in Fig. 10 abgebildeten zusammenhängenden Kernplattenhälften isoliert.

---

[1] La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes (l. c.).

Fig. 12: Zusammenhängende Kernplattenhälften.
„ 13: Tochterchromosomen aus den in Fig. 12 abgebildeten zusammenhängenden Kernplattenhälften isoliert.
„ 14: Kernplattenhälften mit der Kernspindel.
„ 15: Kernplattenhälften mit der Kernspindel.
„ 16: Kernplattenhälften mit ungleichmäßig entwickelter Kernspindel.
„ 17: Kernplattenhälfte von der Seite gesehen.
„ 18: Tochterkern mit perlschnurförmigen Kernfäden und verbreiteten Nukleolen.
„ 19: Tochterkern von der Seite gesehen.
„ 20: Tochterkern sich zwischen die Chromatophoren begebend.

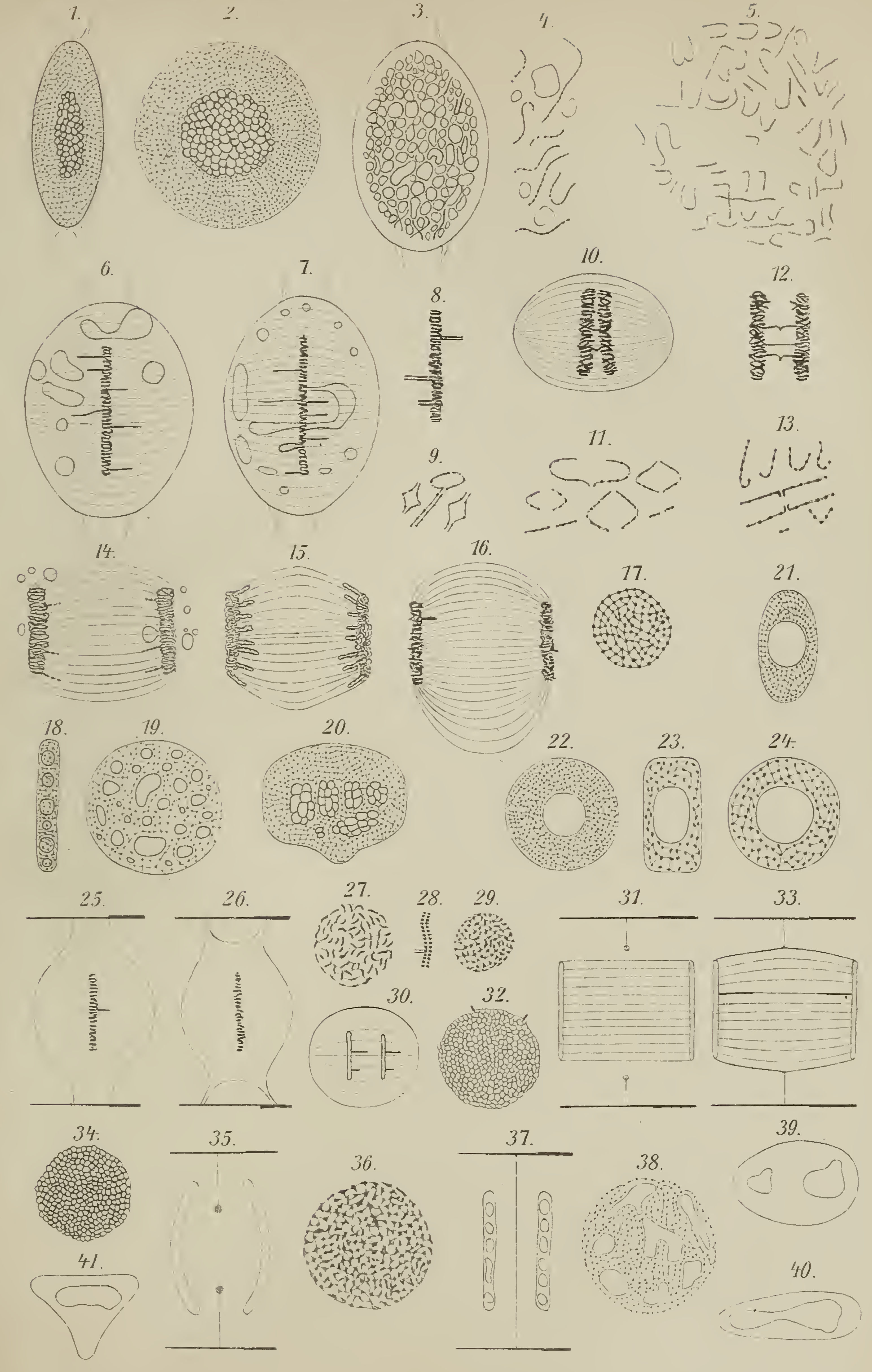
Closterium acerosum (Schrank) Ehrenberg.

Fig. 21: Ruhender Kern.
„ 22: Ruhender Kern von der Seite gesehen.
„ 23: Anfangsstadium der Karyokinese.
„ 24: Anfangsstadium der Karyokinese, Kern von der Seite gesehen.
„ 25: Plasmamasse mit der Kernplatte.
„ 26: Plasmamasse mit der Kernplatte.
„ 27: Kernplatte von der Seite gesehen.
„ 28: Sich teilende Kernplatte.
„ 29: Sich teilende Kernplatte von der Seite gesehen.
„ 30: Kernspindel.
„ 31: Teil der Zelle mit der Kernspindel.
„ 32: Kernplattenhälfte aus der in Fig. 31 abgebildeten Kernspindel von der Seite gesehen.
„ 33: Teil der Zelle mit der Kernspindel.
„ 34: Kernplattenhälfte aus der in Fig. 33 abgebildeten Kernspindel.
„ 35: Teil der Zelle mit der gewölbten Kernplattenhälften oder Tochterkerne.
„ 36: Kernplattenhälfte aus der in Fig. 35 abgebildeten Zelle von der Seite gesehen.
„ 37: Teil der Zelle mit den Tochterkernen mit verbreiteten Nukleolen.
„ 38: Ein in Fig. 37 abgebildeter Tochterkern von der Seite gesehen, Kernwand nicht in der Figur angegeben (in der Chromsäure aufgelöst).
„ 39: Tochterkern während der Wanderung längs der Zellwand.
„ 40: Tochterkern während der Wanderung längs der Zellwand.
„ 41: Tochterkern sich zwischen die Chromatophoren begebend.

11 MAR. 1913

Beihefte zum Botanischen Centralblatt Bd. XXIX. Abt. I.

Tafel X.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.
8.
10.
12.
9.
11.
13.
14.
15.
16.
17.
21.
18.
19.
20.
22.
23.
24.
25.
26.
27.
28.
29.
31.
33.
30.
32.
34.
35.
36.
37.
38.
39.
41.
40.

C. van Wisselingh gez.

Verlag von C. Heinrich, Dresden-N.

BRITISH MUSEUM
B D
NATURAL HISTORY